

Lieske, Rudolf
Bakterien und Strahlenpilze

8 (II, I A; Bg. I—6)

Handbuch der Pflanzenanatomie

unter Mitwirkung zahlreicher Fachmänner herausgegeben von

K. Linsbauer

Professor der Anatomie und Physiologie der Pflanzen und
Vorstand des pflanzenphysiolog. Inst. d. Universität Graz

II. Abteilung 1. Teil: Thallophyten

Band VI

Teilband. I A.

Bakterien und Strahlenpilze

von

Dr. Rudolf Lieske

a. o. Professor der Universität Heidelberg

Mit 65 Textfiguren

Berlin
Verlag von Gebrüder Borntraeger
W 35 Schöneberger Ufer 12a
1922

Der erste Teil dieses Bandes („Myxomyceten") wird später zur Ausgabe gelangen.

Handbuch der Pflanzenanatomie

Unter Mitwirkung zahlreicher Fachgelehrter

herausgegeben von

K. Linsbauer

Während die systematische Botanik über zahlreiche Monographien und Handbücher verschiedenen Umfanges verfügt, entbehrt die Pflanzenanatomie eines den vielgestaltigen Stoff umfassenden, den derzeitigen Stand der Wissenschaft wiedergebenden Handbuches. Das vorliegende Werk beabsichtigt unter Mitwirkung zahlreicher Fachgelehrter das Gesamtgebiet der wissenschaftlichen Pflanzenanatomie einschließlich der Embryologie unter weitestgehender Benutzung der Literatur und ergänzt durch eigene Erfahrungen und Untersuchungen kritisch darzustellen. Es will sich in erster Linie in den Dienst der Ökonomie wissenschaftlicher Arbeit stellen, eine genaue und zuverlässige Orientierung über alle anatomischen Fragen bieten und dadurch auch die Wege für weitere Forschungen ebnen.

Das Handbuch eröffnet eine Darstellung der historischen Entwicklung der pflanzenanatomischen Probleme durch Prof. LUNDEGÅRDH (Lund). Es folgen die in allgemein biologischer Hinsicht grundlegenden Kapitel „Die Zelle“ und „Das Cytoplasma“ vom gleichen Verfasser bearbeitet und ein eigener umfangreicher Band über die „Karyologie der Pflanzenzelle“ von Prof. TISCHLER. Die Namen der Verfasser bieten die Gewähr für eine vom modernen Geiste getragene, kritische und erschöpfende Darstellung der behandelten Probleme, die sich wohl für jeden Forscher auf dem Gebiete der pflanzlichen und tierischen Cytologie als unentbehrlich erweisen wird. Das illustrativ reich ausgestattete Werk soll in 3—4 Jahren abgeschlossen vorliegen.

Um die Anschaffung zu erleichtern, werden einzelne in sich geschlossene Teile des in zwanglosen Lieferungen erscheinenden Werkes gesondert abgegeben werden.

Inhaltsübersicht: siehe Seite 3 und 4 des Umschlags

Handbuch der Pflanzenanatomie

unter Mitwirkung zahlreicher Fachmänner herausgegeben von

K. Linsbauer

Professor der Anatomie und Physiologie der Pflanzen und
Vorstand des pflanzenphysiolog. Inst. d. Universität Graz

II. Abteilung 1. Teil: Thallophyten

Band VI

Bakterien und Strahlenpilze

von

Dr. Rudolf Lieske

a. o. Professor der Universität Heidelberg

Mit 65 Textfiguren

Berlin
Verlag von Gebrüder Borntraeger
W 35 Schöneberger Ufer 12a
1922

Druck von E. Buchbinder (H. Duske), Neuruppin

Vorwort

Eine zusammenfassende Darstellung über unsere Kenntnisse vom Bau der Bakterien und Strahlenpilze zu schreiben ist zur Zeit eine undankbare Aufgabe. Es ist sicher, daß unsere Auffassung von den niedersten Lebewesen, wie sie heute in Lehrbüchern und größeren Handbüchern dargestellt ist, in vielen Punkten nicht mehr einwandfrei ist. In letzter Zeit sind verschiedene Untersuchungen veröffentlicht worden, die geeignet sind, unsere Anschauungen über die Morphologie und Biologie der Bakterien und anderer niederer Lebewesen sehr wesentlich umzugestalten. Ein bestimmtes Stadium der Bakterienforschung ist jetzt abgeschlossen, die nächsten Jahre werden sicher ganz neue Gesichtspunkte bringen.

Im Folgenden ist im wesentlichen das dargestellt, was wir über den Bau der Bakterien und Strahlenpilze sicher wissen. Eine Anzahl neuester Forschungen (Sexualität, Symplasma, Pleomorphismus usw.), deren Ergebnisse noch nicht einwandfrei nachgeprüft wurden, konnten nur kurz erwähnt werden. Mögen die Ausführungen dazu beitragen, daß auch Fachbiologen sich wieder mehr mit dem wissenschaftlich und praktisch so außerordentlich wichtigen Gebiete beschäftigen, auf dem in den letzten zwanzig Jahren in erster Linie von Medizinern hervorragende Erfolge erzielt wurden.

Leverkusen bei Köln, Juni 1922

Rudolf Lieske

Bakterien

Inhaltsverzeichnis:

Historische Einleitung

Bakterien sind Lebewesen von so kleinen Dimensionen, daß das menschliche Auge nicht imstande ist, sie ohne besondere Hilfsmittel wahrzunehmen. Die Kenntnis derselben war daher abhängig von der Entwicklung der optischen Instrumente. Daß es kleinste Organismen geben könnte, die besonders als Krankheitserreger eine wichtige und gefürchtete Rolle spielen, wurde schon im Altertum vermutet, aber erst sehr viel später gelang es, dieselben wirklich zu beobachten.

Der erste, der Bakterien tatsächlich gesehen hat, dürfte wohl ATHANASIUS KIRCHER gewesen sein, der Mitte des 17. Jahrhunderts mit Hilfe eines von ihm selbst hergestellten Vergrößerungsglases faulende Flüssigkeiten untersuchte und fand, daß dieselben von kleinsten Lebewesen

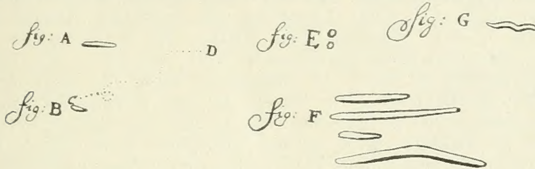


Fig. 1. Erste Abbildung von Bakterien in LEEUWENHOEKs *Arcana naturae detecta*.

wimmelten. Im Jahre 1683 wurden von ANTONIUS VAN LEEUWENHOEK, der die damals üblichen Vergrößerungsgläser mit großem Geschick wesentlich vervollkommnet hatte, zum ersten Male Bakterien näher beschrieben und abgebildet (s. Fig. 1). Seine Beschreibungen und Abbildungen lassen erkennen, daß er die Hauptformen der Bakterien, Kokken, Stäbchen und Spirillen richtig beobachtet hatte.

Mit fortschreitender Entwicklung des Mikroskops gestaltete sich allmählich die Bakteriologie zu einer Wissenschaft von größter praktischer Bedeutung. Von älteren Forschern, die sich um die Kenntnis der Bakterien besondere Verdienste erworben haben, seien hier nur genannt FRIEDRICH MÜLLER (1786), der zuerst die Namen *Bacillus*, *Spirillum* und *Vibrio* einführte, und EHRENBERG (1838), ein hervorragender Erforscher der mikroskopischen Lebewelt, der zahlreiche auffällige Bakterienformen näher beschrieben und benannt hat. FERDINAND COHN (1870) bezeichnete zuerst die gesamte Organismengruppe mit dem Namen „Bakterien“ und gab ihr die systematische Stellung, die sie heute noch einnimmt.

Die Lehre von der Urzeugung und vom Pleomorphismus der niederen Organismen hemmte anfangs stark die genaue Kenntnis der einzelnen Formen. Von ausschlaggebender Bedeutung für die Entwicklung der modernen Bakteriologie waren daher die hervorragenden Untersuchungen

von Louis Pasteur, der 1862 die Lehre von der Urzeugung einwandfrei widerlegte, und von Robert Koch, der 1876 den Erreger des Milzbrandes isolierte und dessen Kulturmethoden die modernen Forschungen erst ermöglichten.

Die heute vorhandene, von einem einzelnen kaum noch zu übersehende Literatur über Bakterien beschäftigt sich vorwiegend mit physiologischen und praktischen Fragen. Die Wirkung der Bakterien als Krankheitserreger und ihre Bedeutung für Landwirtschaft und Technik spielen im menschlichen Leben eine so wesentliche Rolle, daß ein genaues Studium der Bakterien in dieser Richtung von größtem praktischen Werte ist.

Die äußere Gestalt und der innere Bau der Bakterien, Fragen, die von großem biologischen Interesse sind, die aber naturgemäß weniger praktische Bedeutung haben, sind in der Literatur bisher verhältnismäßig wenig erörtert worden. Die Lösung wichtiger Fragen scheitert bei der sehr geringen Größe der Bakterien häufig an der Unzulänglichkeit der derzeit zur Verfügung stehenden technischen und optischen Hilfsmittel. Von neueren Werken, die zusammenfassende Darstellungen über den Bau der Bakterien geben, seien genannt: Migula, System der Bakterien, Handbuch der Morphologie, Entwicklungsgeschichte und Systematik der Bakterien, Jena 1897, 1900; Lehmann und Neumann, Bakteriologische Diagnostik, 6. Aufl., München 1920; Kolle und Wassermann, Handbuch der pathogenen Mikroorganismen, II. Aufl., Jena 1913. Eine sehr gute Zusammenfassung ist das 1912 erschienene Buch von Benecke: Bau und Leben der Bakterien. Die Arbeit, die dem vorliegenden Thema am nächsten kommt und die in vielen Punkten eine erschöpfende Darstellung vom Bau der Bakterien gibt, ist das vorzügliche Buch von A. Meyer, Die Zelle der Bakterien, Jena 1912. Als neueste Zusammenfassung über die Morphologie der Bakterien sei noch die Arbeit von Löhnis: Studies upon the Life Cycles of the Bacteria, Washington 1921, erwähnt, eine sehr interessante Arbeit, deren Bedeutung sich zurzeit noch nicht übersehen läßt, da bisher nur der 1. Teil (Literaturzusammenstellung) erschien. Auf die genannten Werke, in denen die ältere Literatur vollständig angeführt ist, mußte im folgenden häufig hingewiesen werden. Der gegenwärtige Stand unserer Kenntnisse über die Morphologie der Bakterien soll in vorliegender Zusammenfassung dargestellt werden.

System der Bakterien

Als Grundlage für eine genauere Besprechung der einzelnen Organismen ist es zunächst notwendig, die als „Bakterien" bezeichneten Lebewesen von anderen Organismen abzugrenzen und ihre Stellung im System der Organismen festzulegen. Weiter wird es notwendig sein, die einzelnen Formen der verschiedenen Bakterien zu gewissen Gruppen zusammenzufassen.

Über die historische Entwicklung der Bakteriensystematik finden sich ausführliche Angaben in: Migula, System der Bakterien, so daß von einer näheren Besprechung hier abgesehen werden kann. Nur die Hauptdaten und wichtigsten Arbeiten seien hier angeführt.

Nachdem es gelungen war, mit Hilfe des Mikroskops Bakterien wirklich zu sehen, war damit über die Natur dieser Lebewesen noch

wenig bekannt. Die lebhafte Bewegung der meisten Formen veranlaßte wohl die meisten älteren Beobachter, die Bakterien für niedere Tiere zu halten, sie werden in den meisten ersten Beschreibungen als „animalcula" bezeichnet. Daß es sich um pflanzliche Gebilde handeln könnte, wurde anfangs überhaupt nicht in Erwägung gezogen. Als erster hat wohl der Botaniker COHN (1854) bestimmt ausgesprochen, daß die meisten Bakterien, vielleicht auch alle, zu den Pflanzen zu rechnen seien, und daß sie nahe verwandt mit den niederen Pilzen (bezw. Algen) wären. Der noch heute gebräuchliche Ausdruck Schizomyceten — Spaltpilze für Bakterien wurde von ihm eingeführt. Wesentlich für die weitere Entwicklung der Bakteriensystematik waren weiterhin die Arbeiten von NÄGELI (1857) und HALLIER (1866, 1867/68), die in der Hauptsache einen wesentlichen Rückschritt darstellten. Durch sie wurde die Lehre vom Pleomorphismus niederer Lebewesen begründet und gefördert, eine Lehre, die sich später als falsch erwies. Die zurzeit herrschende Ansicht, daß man bei Bakterien und anderen niederen Lebewesen genau wie bei höheren Pflanzen und Tieren festbegrenzte „Arten" unterscheiden müßte, bedarf nach den neuesten Forschungen allerdings wieder einer gewissen Einschränkung zugunsten der Lehre vom Pleomorphismus, da sich durch exakte Forschungen herausgestellt hat, daß sich innerhalb ziemlich weiter Grenzen eine erbliche Änderung der morphologischen und physiologischen Eigenschaften von Mikroorganismen vollziehen kann.

Eine exakte Widerlegung der Lehre vom Pleomorphismus im Sinne NÄGELIS sprach zuerst COHN (1872) aus, der damit wieder eine feste Grundlage für die Bakteriensystematik geschaffen hat. Er betont richtig, daß die einzelnen Bakterienformen sich nicht ineinander überführen lassen und daß die Bakterien mit den Tieren keine Verwandtschaft besitzen. Nach den Arbeiten COHNS ist vor allem die grundlegende Arbeit ROBERT KOCHS „Über die Ätiologie des Milzbrandes" zu erwähnen, in der zum ersten Male der Entwicklungsgang einer Bakterienspecies einwandfrei verfolgt wird. Die von KOCH angegebenen Kulturmethoden bildeten die Grundlage für die gesamte moderne Bakterienforschung.

Daß die Bakterien besondere Lebewesen sind, die ähnlich den höheren Pflanzen und Tieren einen festumgrenzten Formenkreis bilden, ist seit den Versuchen von ROBERT KOCH außer allen Zweifel gestellt. Eine weitere Erörterung bedarf aber noch die Frage, welche Stellung die Bakterien im Organismenreiche einnehmen, wo sie in der phylogenetischen Entwicklungsreihe der Lebewesen ihren Platz finden.

COHN (1854) versuchte als erster zu beweisen, daß die Bakterien nahe verwandt seien mit den Blaualgen. ZOPF (1885) schloß sich später der Ansicht COHNS an. BÜTSCHLI (1883—87) weist auf eine Verwandtschaft der Bakterien mit den Flagellaten hin. Diesem schließt sich KLEIN (1889) an, der die Bakteriensporen mit den Flagellatencysten für identisch hielt. KLEBS (1893) nahm ebenfalls nahe Verwandtschaftsbeziehungen der Bakterien mit den Flagellaten an. A. FISCHER (1897) bezeichnete die Bakterien als niederste Gruppe der „Protisten" und sprach die Vermutung aus, daß sowohl Flagellaten als Cyanophyceen sich aus den Bakterien entwickelt haben. BREFELD (1891) endlich vertrat die Ansicht, daß die Bakterien als reduzierte Pilze aufzufassen seien, auch MIGULA (1897) scheint diese Ansicht zu teilen.

Eine genaue Besprechung und Kritik der angegebenen Beispiele findet sich bei A. MEYER (1912) zusammengestellt, der annimmt, daß Bakterien und Pilze von einer gemeinsamen Urform (Pilz-Schizomyceten-stamm) abzuleiten sind, der seinerseits wieder von einem „Florideen-Hauptstamm" herstammen soll.

Nach meinen Untersuchungen würden für den hypothetischen „Pilz-Schizomycetenstamm" MEYERs sehr gut die Strahlenpilze einzusetzen sein, wieweit diese mit den Florideen verwandt sind, ist aber schwer zu sagen. Es scheint mir nicht zweckmäßig, weitere Erörterungen über die phylogenetische Stellung der Bakterien anzustellen, solange nicht einwandfreie Beweise (Ontogenesis, Paläontologie) vorliegen. Nach unseren bisherigen Kenntnissen steht jedenfalls fest, daß die Bakterien sowohl mit den Pilzen als auch mit den Blaualgen nahe verwandt sind.

Für die Gruppierung der einzelnen Bakterienformen wurden von den verschiedensten Autoren Systeme vorgeschlagen. Am meisten Beachtung verdienen die von A. MEYER und MIGULA. Das System von A. MEYER ist auf Grund der neuesten Forschungsergebnisse, die aber noch nicht in allen Fällen fest begründet sind, aufgestellt. Es spielt in diesem System z. B. die Begeißelung von Bakterienformen eine Rolle, die von MEYER und seinen Schülern beschrieben wird, deren Vorhandensein aber durch neuere Forschungen sehr zweifelhaft gemacht wurde. Unzweckmäßig und gegen den jetzt eingebürgerten Gebrauch verstoßend ist ferner die Bezeichnung *Bacillus* für Stäbchen mit peritricher Begeißelung, während die unbegeißelten Formen *Bacterium* genannt werden sollen. Die roten schwefelhaltigen und schwefelfreien Bakterienformen dürften vorläufig besser nach biologischen als nach rein äußeren Merkmalen zusammengestellt werden.

Das System von MIGULA, das bisher die weiteste Verbreitung und Anwendung gefunden hat, muß mit geringen Abänderungen noch heute als zweckmäßig angesehen werden. Die Einreihung der Gattung *Spirochaeta* in die Familie der Spirillaceen ist nicht zweckmäßig, die Spirochäten gehören wohl in eine ganz andere Organismengruppe, ihre nahe Verwandtschaft mit den echten Bakterien ist zum mindesten zweifelhaft. Zu streichen ist ferner die unter den Chlamydobakterien angeführte Gattung *Streptothrix*. Als *Streptothrix* werden in der Literatur meist Strahlenpilze bezeichnet, die von MIGULA als *Streptothrix* angeführten Mikroorganismen sind wohl teils Strahlenpilze, teils gehören sie in die Gruppe von *Leptothrix* Kützing. Den Namen *Leptothrix* in *Clamydothrix* umzuwandeln liegt kein Grund vor. Die Schwefelbakterien sind von den Chlamydobakterien abzutrennen und am besten als besondere Gruppe zu behandeln. Solange nicht eingehende morphologische Untersuchungen über die Schwefelbakterien vorliegen, dürfte es am zweckmäßigsten sein, die einzelnen Gattungen trotz ihrer äußeren Unterschiede zu zwei Gruppen, den weißen und roten Schwefelbakterien (Beggiatoaceen und Rhodobacteriaceen) zusammenzufassen. Die schwefelfreien Purpurbakterien könnten vielleicht zunächst als Untergruppe der Rhodobacteriaceen aufgefaßt werden. Man sollte bestrebt sein, das Bakteriensystem möglichst zu vereinfachen, vor allem muß vermieden werden, für noch wenig bekannte und ungenügend untersuchte Formen neue Gattungen aufzustellen. Mit den bisher über die Bakterienmorphologie vorliegenden Untersuchungen läßt sich ein restlos befriedigendes System nicht fest-

setzen, bis zur Erreichung dieses Zieles ist noch eine sehr umfangreiche und schwierige wissenschaftliche Arbeit erforderlich. Vorläufig erscheint es zweckmäßig, das System MIGULAS mit einigen Abänderungen etwa wie folgt beizubehalten:

I. Coccaceae

Zellen in freiem Zustande kugelrund, Teilung durch eine, bezw. zwei oder mehrere senkrecht aufeinanderstehende Ebenen. Sporenbildung selten.

1. *Streptococcus:* Zellen teilen sich nur nach einer Richtung des Raumes und bilden, da sie nach der Teilung meist zusammenhängen bleiben, perlschnurartige Ketten. Keine Geißeln.
2. *Micrococcus:* Zellen teilen sich meist nach zwei Richtungen des Raumes, die Zellen ordnen sich zuweilen tafelförmig an, bilden aber meist unregelmäßige Haufen. Keine Geißeln.
3. *Sarcina:* Teilung durch mehrere, senkrecht aufeinanderstehende Ebenen, die Zellen ordnen sich paketförmig an. Keine Geißeln.
4. *Planococcus:* Teilung wie bei *Micrococcus*, Zellen begeißelt.
5. *Planosarcina:* Teilung wie bei *Sarcina*, Zellen begeißelt.

II. Bacteriaceae

Zellen kürzer oder länger, cylindrisch, gerade, nicht schraubig gekrümmt. Teilung nur senkrecht zur Längsachse.

1. *Bacterium:* Zellen ohne Endosporen, mit oder ohne Geißeln.
2. *Bacillus:* Zellen mit Endosporen, mit oder ohne Geißeln.

III. Spirillaceae

Zellen schraubig gewunden, Teilung nur senkrecht zur Längsachse.

1. *Spirillum:* Zellen mit polaren Geißelbüscheln, eine bis viele Schraubenwindungen.
2. *Vibrio:* Zellen nur wenig gekrümmt, eine polare Geißel.

IV. Chlamydobacteriaceae

Formen von sehr verschiedener Entwicklungsstufe, die einzelnen, kettenförmig aneinandergereihten Zellen werden von einer mehr oder weniger dicken Scheide umgeben. Hierher gehören die morphologisch noch unvollkommen untersuchten Gattungen Leptothrix, Crenothrix, Clonothrix und Cladothrix.

V. Thiobacteriaceae

Sehr verschieden gestaltete Bakterienformen, die Schwefel in Form von zähflüssigen Tröpfchen in ihren Zellen ablagern. Zellen farblos.

1. *Thiothrix*: Fäden an einem Ende festsitzend.
2. *Beggiatoa*: Fäden können kriechen.

VI. Rhodobacteriaceae

Purpurrot, Plasma gefärbt durch zwei Farbstoffe, das Bacteriopurpurin und Bacteriochlorin.

1. *Thiorhodobacteriaceae:* Zellen mit Schwefeltröpfchen.
2. *Athiorhodobacteriaceae:* Zellen ohne Schwefelspeicherung.

Es muß nochmals besonders betont werden, daß das vorstehend angegebene System lediglich einen Notbehelf darstellt. Bevor nicht genauere und umfassende morphologische Untersuchungen über die verschiedenen Bakterienformen vorliegen, erscheint es nicht zweckmäßig, das System weiter auszubauen. Von ausschlaggebender Bedeutung für eine moderne Bakteriensystematik ist das bisher von den Systematikern nur ganz ungenügend beachtete Kapitel der Variabilität der niederen Organismen, das künftig unbedingt als wichtigster Faktor berücksichtigt werden muß. Sicher ist, daß viele jetzt als Arten beschriebene Bakterien nur Entwicklungsformen anderer Species darstellen.

Äußere Gestalt der Bakterienzelle

Alle Bakterien sind einzellige Lebewesen. Auch die Formen, die normalerweise in Zellverbänden wachsen, bestehen aus Einzelzellen, von denen jede zu selbständigem Leben befähigt ist. Die Einzelzellen, die bei anderen niederen Organismen, z. B. Algen und Flagellaten, eine sehr auffällige Gestalt annehmen können, haben bei den Bakterien immer die denkbar einfachsten Formen. Die Bakterienzelle ist entweder kugelig gestaltet, oder es können längere oder kürzere Cylinder (Stäbchen) gebildet werden. Solche Stäbchen können schließlich bogenförmig oder spiralig gekrümmt sein. Damit ist der Formenkreis der Bakterienzelle erschöpft, wesentliche Abweichungen von den erwähnten Gestalten wurden bisher nicht beobachtet (s. Fig. 2).



Fig. 2. Verschiedene Zellformen der Bakterien.

Die einzelnen Kugelbakterien, im allgemeinen als Kokken bezeichnet, können sich äußerlich nur durch ihre Größe unterscheiden, die Kugeln können größeren oder kleineren Durchmesser haben. Die cylindrischen Bakterien, meist als Stäbchen bezeichnet, unterscheiden sich durch Länge und Dicke der Zellen. Die gebogenen und spiralig gekrümmten Bakterien (Vibrionen und Spirillen) unterscheiden sich ebenfalls durch Länge und Dicke der Zellen, sowie durch die Größe des Krümmungsradius und die Zahl und Höhe der Schraubengänge. Wesentlich ist, daß zwischen den geschilderten Grundformen alle denkbaren Übergänge beobachtet werden können.

Bei den Kokken kommen Abweichungen von der Kugelgestalt nur in seltenen Fällen vor. Beim *Micrococcus gonorrhoeae* z. B. sind die Einzelzellen an einer Seite etwas abgeplattet, die Zelle gleicht mehr einer Halbkugel. Bei *Streptococcus lanceolatus* ist die Kugel an einem Ende ebenfalls etwas abgeplattet, am anderen Ende findet sich eine kleine, spitze Erhebung.

Die Stäbchen, die ja schon durch ihre verschiedene Länge und Breite sehr stark variieren können, zeigen häufiger Abweichungen von der Form des Cylinders. Zunächst gibt es Formen, die von Kugeln nur wenig abweichen, die sogenannten Kurzstäbchen. Das bekannte *Bacterium prodigiosum* z. B. nimmt unter gewissen Kulturbedingungen Formen an, die von Kokken kaum zu unterscheiden sind, andrerseits

können die Stäbchen so lang werden, daß sie als Fäden bezeichnet werden müssen. — Ein wesentliches Unterscheidungsmerkmal der Stäbchenbakterien sind die Enden der Zellen. Diese können durch gerade, auf der Längswand senkrecht stehende Wände begrenzt sein, sie können aber auch mehr oder weniger gewölbt oder abgerundet sein. Bei einzelnen Formen sind die Enden sogar zu mehr oder weniger langen Spitzen ausgezogen (*B. pneumoniae* Friedlaender, *B. fusiforme*).

Abgesehen von der verschiedenen Gestalt der Zellenden kommen zuweilen noch andere Abweichungen von der Form des Cylinders vor. Die Stäbchen können mehr oder weniger ausgeprägte Keulenform annehmen, durch Auftreibungen beider Enden können hantelförmige Zellen entstehen, durch Anschwellung der Stäbchen in der Mitte entsteht die sog. Spindelform.

Zellverbände

Viele Bakterien wachsen normalerweise nicht in Einzelzellen, sondern dadurch, daß nach der Teilung eine Anzahl von Zellen im Zusammenhang bleibt, in Zellverbänden. In allen solchen Fällen ist aber jede Einzelzelle für sich lebensfähig und imstande, sich weiter zu vermehren. — Durch Aneinanderliegen zweier Kokken entstehen Doppelkugeln (Diplokokken), sind die beiden Hälften nicht scharf getrennt, sondern nur durch eine mehr oder weniger tiefe Einschnürung abgegrenzt, spricht man von einer Semmel- oder Biskuitform. Kugelbakterien können ferner zu mehr oder weniger langen Reihen zusammengelagert sein, auch hierbei können die Kugeln mehr oder weniger scharf getrennt sein (Streptokokken und Torulaform). Liegen die Kugeln in unregelmäßigen Haufen zusammen, bezeichnet man sie als Haufenkokken oder Staphylokokken. In seltenen Fällen sind vier (bezw. ein Vielfaches von vier) Kugeln in einer Ebene zusammengelagert (Tetradenform), sind vier oder mehr Kugeln in körperlichem Verband (Würfelform), so spricht man von Sarcinen.

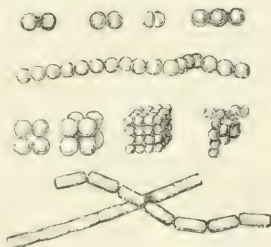


Fig. 3. Zellverbände der Bakterien (Diplokokken, Streptokokken, Tetrakokken, Sarcinen, Staphylokokken, Stäbchenketten).

Stäbchenbakterien behalten nach der Teilung zuweilen auch einen gewissen Zusammenhang, es entstehen Stäbchenketten (Streptobazillen). Endlich können Stäbchen so lang auswachsen, daß sie als Fäden bezeichnet werden müssen. Es ist in solchen Fällen oft nicht leicht zu entscheiden, ob es sich um echte, einheitliche, nicht durch Querwände geteilte Einzelzellen handelt oder ob der Faden nur durch fest zusammenhängende Stäbchen vorgetäuscht wird (s. Fig. 3).

Die Größenverhältnisse der Bakterien

Die Bakterien gehören zu den kleinsten Lebewesen, die bisher bekannt geworden sind. Auch die größten Formen derselben können als Einzelzellen mit bloßem Auge nicht wahrgenommen werden. Die

Zellen, aus denen der Körper höherer Pflanzen aufgebaut ist, sind in allen Fällen ganz wesentlich größer, unter den Algen gibt es z. B. Formen, deren Einzelzellen mehrere Centimeter, ja sogar mehrere Meter lang werden können. Die Riesen unter den Bakterien gehören in die Gruppe der Schwefelbakterien. *Beggiatoa mirabilis*, ein Organismus, der zuerst in dem schwefelwasserstoffhaltigen Schlamm der Kieler Bucht entdeckt wurde, kann weit über 100 μ lang und 50 μ breit werden. Die ernährungsphysiologisch interessanten, Eisen und Mangan speichernden Wasserorganismen *Crenothrix polyspora* und *Clonothrix fusca* haben Einzelzellen, die ungefähr 5—15 μ lang und 2—3 μ breit sind. Die von Gallertscheiden umhüllten Fäden dieser Organismen werden aber mehrere Centimeter lang. Die hier erwähnten Riesenformen haben aber noch keine unbestrittene Stellung im System der Organismen, sie stehen wohl den Algen näher als den echten Bakterien.

Zweifellos echte Bakterien haben wesentlich kleinere Dimensionen. Große Spirillen erreichen eine Dicke von 1,5 μ und eine Länge von 4 bis 8 μ. Die weitaus größte Zahl der Bakterien ist noch viel kleiner. Meistens beträgt ihr Durchmesser ungefähr 1 μ, die Länge der Stäbchen und Spirillen ist je nach den äußeren Kulturbedingungen sehr variabel, in den meisten Fällen kann man Längen von ungefähr 2—5 μ beobachten. — Sehr kleine Bakterienformen sind z. B. der Erreger der Influenza, der ungefähr 1 μ lang und 0,5 μ breit wird, der Erreger der Mäuseseptikämie ist 1 μ lang und 0,2 μ breit, *Spirillum parvum* erreicht eine Länge von 1—3 μ und ist nur 0,1—0,3 μ dick.

Interessant und von großer praktischer Bedeutung ist die Frage, ob es Organismen gibt, die noch kleiner als die letzterwähnten Formen sind. Bei Erörterung der Fragen ist zunächst zu berücksichtigen, daß Körper unter 0,2 μ Durchmesser auch mit den besten Mikroskopen nicht mehr direkt beobachtet werden können, es kommt für dieselben nur eine Untersuchung mit dem Ultramikroskop in Betracht, eine Methode, mit der der feinere Bau der Körper allerdings nicht festgestellt werden kann. Ferner müßten sich Bakterien von sehr kleinen Dimensionen durch Filterversuche nachweisen lassen, indem man Lösungen, in denen sich vermutlich sehr kleine Organismen befinden, durch Filterkerzen mit sehr engen Poren filtriert. Schließlich könnte man erwarten, daß solche kleine Bakterien ebenso wie die meisten größeren Formen auf festen Nährböden Kolonien bilden, die nach gewisser Zeit mit bloßem Auge oder doch wenigstens mit Hilfe des Mikroskopes erkennbar sein müßten. Es soll hier nur zusammenfassend erwähnt werden, daß alle Versuche in dieser Richtung bisher ergebnislos waren.

Auch theoretische Erwägungen machen das Vorhandensein ultramikroskopisch kleiner Bakterien unwahrscheinlich. Nach ERRERA (1906) ergibt sich aus der berechneten Größe der Eiweißmoleküle, daß Bakterien von weniger als 0,05 μ Durchmesser, deren Plasma natürlich Eiweiß enthalten muß, nur aus verhältnismäßig sehr wenigen (ungefähr 1000) Molekülen zusammengesetzt sein könnten, eine Tatsache, die gegen die Existenzfähigkeit solcher Organismen spricht. Zu einem ähnlichen Ergebnis kam auch BERTHOLD (1909).

Diesen praktischen und theoretischen Erwägungen gegenüber besteht nun aber die Tatsache, daß es bestimmte Krankheitserreger gibt, die man bisher nicht als Organismen erkennen konnte, die sich aber in

ihrer Wirkung den Bakterien sehr ähnlich verhalten, und bei denen es nicht als ganz ausgeschlossen gelten kann, daß es sich um ultramikroskopische Organismen handelt. Hierher gehören z. B. der Erreger der Maul- und Klauenseuche, vielleicht auch der Erreger der jetzt so gefürchteten Grippe, als Ursache einer interessanten Pflanzenkrankheit sei erwähnt der Erreger der Mosaikkrankheit des Tabaks und anderer Kulturpflanzen.

Die Frage, ob es Bakterien gibt, die kleiner sind, als daß sie mit dem Mikroskop beobachtet werden könnten, ist jedenfalls bisher noch nicht einwandfrei entschieden worden. Wir können weder bestimmt behaupten, daß es solche Organismen gibt, noch haben wir sichere Beweise, die gegen ihr Vorhandensein sprächen. Hervorzuheben ist hierbei schließlich noch die Möglichkeit eines organischen Lebens in nicht fest begrenzter, vielleicht flüssiger Form (Symplasma). Über diese Frage wird an anderer Stelle näher berichtet.

Im folgenden seien als Beispiel die Größenverhältnisse einiger bekannter Bakterienformen angegeben:

Micrococcus gonorrhoeae . . .	Paar 0,8—1,6 μ lang, 0,6—0,8 μ breit			
„ *luteus*			Durchm.	0,4—1,2 μ
„ *pyogenes (Staph. p. aureus)*			Durchm.	0,6—1 μ
Bacterium influenzae	Breite	0,4 μ	Länge	1,2 μ
„ *acidi lactici* . .	„	0,4—0,6 μ	„	0,6—2 μ
„ *pneumoniae* Friedlaender	„	0,5—0,8 μ	„	0,6—3,2 μ
„ *typhi*	„	0,6—0,8 μ	„	1—3,2 μ
„ *coli*	„	0,4—0,6 μ	„	2—4 μ
„ *dysenteriae* . .	„	0,4—0,6 μ	„	2—4 μ
„ *prodigiosum* . .	„	0,5—0,8 μ	„	0,5—1,0 μ
„ *pyocyaneum* . .	„	0,4 μ	„	1,4—6 μ
„ *vulgare* (Proteus)	„	0,4—0,5 μ	„	1,6—4 μ
Bacillus anthracis	„	1—1,2 μ	„	3—10 μ
„ *mycoides*	„	0,8 μ	„	1,6—3,6 μ
„ *vulgatus*	„	0,8 μ	„	1,6—5 μ
„ *tetani*	„	0,5—0,8 μ	„	1,2—3,6 μ
Vibrio cholerae	„	0,4 μ	„	2 μ
„ *parvus*	„	0,1—0,3 μ	„	1—3 μ
Spirillum rubrum	„	0,6—0,8 μ	„	1—16 μ oder länger
„ *volutans* . . .	„	2—3 μ	„	10—15 μ
Thiothrix nivea	„	1,5—2,5 μ	„	unbegrenzt
Beggiatoa alba	„	3—4 μ	„	„

Die angegebenen Größen beziehen sich auf normales Wachstum der Bakterien auf den üblichen Kulturböden. Schon bei geringen Abweichungen der Außenbedingungen können sehr wesentliche Änderungen der Größenverhältnisse eintreten.

Die Zellmembran

Alle Bakterien besitzen eine Zellmembran, die funktionell der Membran der Zellen höherer Pflanzen gleicht. Die Ansicht älterer Autoren

(z. B. MIGULA 1897, EISENBERG 1904, ZETTNOW 1899), daß die Bakterienmembran lediglich ein etwas dichteres Plasma darstelle, hat sich als unrichtig erwiesen. Trotzdem findet sich auch in manchen neueren Arbeiten die Membran noch als „Ektoplasma“ bezeichnet.

Genaue Untersuchungen über die Membran der Bakterien wurden von A. MEYER (1912) beschrieben, der zugleich eine gute Übersicht über die ältere Literatur gibt. Er zeigte, daß man die Membran in vielen Fällen sichtbar machen kann durch Behandlung des frischen Bakterienmaterials mit Jodpräparaten. An jungen, eben aus der Spore entstandenen Schwärmern von *Bacillus asterosporus* trat die Membran deutlich hervor nach Zusatz von etwas 5–10prozentiger Salpeterlösung und nachträglichem Zufügen einer Spur von Jod-Jodkalium. Ferner konnte bei *B. tumescens* eine schwach blau gefärbte Membran beobachtet werden durch Einbringen von frischem Material in Chlorzinkjodlösung. Bei *B. pasteurianum* ließ sich schon durch Zusatz von Jod-Jodkalium



Fig. 4. *Bac. butyricus, Bac. typhi* und *Vibrio cholerae*, in 5 proz. Kochsalzlösung plasmolysiert. (Nach A. FISCHER.)

eine blau gefärbte Membran erkennen. In einigen Fällen wurde die Membran sichtbar durch Behandlung frischer Präparate mit Sudan- bezw. Methylenblau. A. MEYER gibt noch eine Anzahl weiterer Methoden an, mit denen die Sichtbarmachung der Membran gelingt. Wesentlich ist, daß sich nur lebendes oder frisches Material für die Untersuchungen eignet, Präparate, die auf die übliche Weise durch Antrocknen fixiert wurden, sind unbrauchbar.

Die chemische Beschaffenheit der Membran geht aus folgenden, ebenfalls von A. MEYER beschriebenen Reaktionen hervor, die mit *B. tumescens* ausgeführt wurden. Die Membran ist nicht löslich in Kupferoxyd-Ammoniak und verd. Salzsäure, löst sich dagegen in konz. Schwefelsäure. Verdünnte Kalilauge (1 %) löst bei 28° in 8 Tagen nicht, bei 60° erst nach 3 Tagen. Fünfprozentige Schwefelsäure löst bei 85° die Membran vollständig innerhalb von 3—4 Stunden.

Bei vielen Bakterienarten gelingt es, die Membran an frischem, ungefärbten Material durch Plasmolyse sichtbar zu machen, in vielen Fällen, namentlich bei grampositiven Formen, ist das nicht möglich, da eine echte Plasmolyse auch in starken Salzlösungen nicht eintritt (s. Fig. 4). Namentlich bei Spirillen, die eine sehr zarte Membran besitzen, wurde von ZETTNOW (1897) angegeben, daß sie membranlos seien. ELLIS (1902) konnte dagegen später auch bei Spirillen eine Membran sicher nachweisen.

Kapsel- und Schleimbildung

Die Membran vieler Bakterien ist nach außen nicht scharf begrenzt, sie erscheint verquollen oder von einer mehr oder weniger konsistenten gallertigen Hülle umgeben. Ist die Gallerthülle scharf umgrenzt und von fester Konsistenz, bezeichnet man sie in der Praxis meist als Kapsel, bei weniger fester und undeutlich begrenzter Beschaffenheit derselben spricht man von Schleimbildung. Besonders wichtig ist zunächst, daß die Schleimhülle der Bakterien in den meisten Fällen kein unveränderliches Merkmal ist, die äußeren Wachstumsbedingungen sind für die Entstehung der Hülle von ausschlaggebender Bedeutung. Als bekanntes Beispiel sei erwähnt, daß der Milzbrandbazillus im allgemeinen im Blute

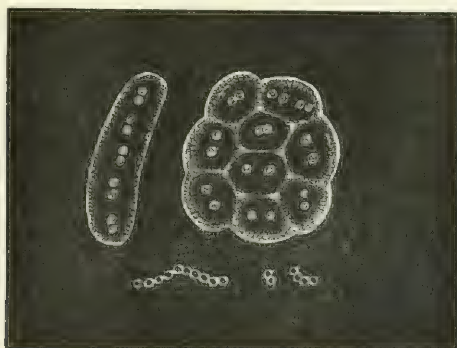


Fig. 5. *Streptococcus mesenteroides*, oben in zuckerhaltiger, unten in zuckerfreier Nährlösung kultiviert. Vergr. 1000. (Nach MIGULA.)

lebender Tiere oder Menschen sehr deutliche Kapseln ausbildet, während dieselben bei Kultur auf gewöhnlichen Nährböden sehr undeutlich werden bzw. ganz verschwinden. Andere rein saprophytische Bakterien bilden dicke Kapseln oder große Schleimmengen auf kohlehydrathaltigen Nährböden, während sie auf kohlehydratfreien Substraten zwar noch gut wachsen, aber keine Kapseln mehr bilden (s. Fig. 5 u. 6).

Die Frage, ob alle Bakterien unter gewissen Umständen Kapseln zu bilden vermögen, ist noch nicht endgültig zu beantworten. Jedenfalls haben nur ganz bestimmte Bakterienarten eine ausgesprochene Neigung zur Kapselbildung, während bei andern Formen Kapseln gar nicht oder nur sehr undeutlich zu erzielen sind. Die Möglichkeit, durch gewisse Kulturbedingungen auch bei solchen Formen gute Kapseln zu erhalten, ist damit natürlich nicht ausgeschlossen. Bei gewissen Wasserbakterien werden die einzelnen Bakterienzellen durch verzweigte Schleimmassen zusammengehalten, man spricht in diesem Falle von Zooglöenbildung (s. Fig. 7).

Am leichtesten ist das Vorhandensein einer Kapsel nachzuweisen an frischem Material, indem man die Bakterien in etwas feine Tusche oder Collargollösung (1 : 5) bringt. Die Kapsel erscheint dann als heller Hof um den eigentlichen Bakterienkörper. Die Schleimkapsel selbst ist in den auf die übliche Weise gefärbten Deckglaspräparaten meist nicht zu sehen. Sie besteht aus einer sehr stark wasserhaltigen Substanz, die naturgemäß beim Eintrocknen einen kaum merklichen Rückstand hinterläßt, der die üblichen Farbstoffe nicht oder fast nicht annimmt. Bringt man die Kapselbazillen in größerer Menge auf das Objektglas, so kann man in den getrockneten und gefärbten Präparaten das Vorhandensein einer Kapsel dadurch feststellen, daß die eigentlichen gefärbten Bakterienleiber in ganz bestimmten, regelmäßigen, durch die Dicke der Kapseln bedingten Abständen voneinander liegen. Für genauere Untersuchungen sind in der Literatur eine ganze Anzahl spezieller Färbemethoden angegeben, die in der Arbeit von A. MEYER (1912) zusammengestellt und eingehend besprochen sind.



Fig. 6. *Newskia ramosa*, die einzelnen Bakterien sitzen an den Enden eines großen Gallertlappens. (Nach FAMINTZIN.)



Fig. 7. Zoogloea aus Wasser mit faulenden Pflanzenteilen. Vergr. 800.

Mit der Schleimkapsel der Bakterien wurden folgende chemische Reaktionen angestellt. Bei *Streptococcus mesenteroides* und *B. tumescens* wurde mit Jod-Jodkalium keine Färbung beobachtet, dagegen tritt bei *B. pasteurianum* und *B. xylinum* Blaufärbung ein. Chlorzinkjod löst die Schleimschicht von *Str. mesenteroides*, bei *Sarcina ventriculi* wurde Violettfärbung beobachtet. Konzentrierte Schwefelsäure löst in allen Fällen die Schleimhülle sehr rasch, in starker Kalilauge tritt langsamere Lösung ein. Nach A. MEYER löst Kupferoxydammoniak die Hülle von *B. tumescens*, dagegen wurde weder in kaltem noch in kochendem Wasser eine Lösung beobachtet. Farbstoffe werden von der Schleimschicht gewöhnlich nicht angenommen, nur in einer Lösung von Methylviolett oder Magdalarot in 30prozentigem Alkohol wurde nach einigen Stunden eine Färbung beobachtet.

Über die chemische Zusammensetzung der Kapsel- und Schleimsubstanz ist zunächst zu bemerken, daß es sich bestimmt nicht in allen Fällen um die gleiche Verbindung handelt. Schwer zu entscheiden ist, ob die eigentliche Zellmembran und die Substanz der Kapsel aus dem gleichen chemischen Stoffe bestehen. Genaue Untersuchungen über diese Frage liegen bisher nicht vor.

Nach übereinstimmenden Befunden verschiedener Autoren kann aus den Bakterienkapseln durch Inversion Dextrose, Galaktose und Arabinose

entstehen, wir können daher annehmen, daß die Substanz derselben in der Hauptsache aus Anhydriden der Dextrose und Gelaktose besteht. Auch Pentosen und Hemicellulosen können an ihrem Aufbau teilnehmen. Chitin konnte bisher in der Membransubstanz nicht nachgewiesen werden.

Die Kapsel pathogener Bakterien (FRIEDLÄNDERscher Pneumoniebazillus) wurde in letzter Zeit von TOENNIESSEN (1920) näher untersucht. Er gibt an, daß die Kapselsubstanz ein Sekretionsprodukt der Bakterienzelle ist und aus „Galaktan“ besteht, d. i. ein Polysaccharid der Galaktose und viel Wasser. Eiweißkörper ließen sich in der Gallerthülle nicht nachweisen.

Von speziellen Arbeiten über die Kapseln der Bakterien seien einige Beispiele angeführt. BINAGHI (1898) zeigte bei *B. mucosus*, *B. pneumoniae* Friedlaender und *Streptococcus lanceolatus*, daß dieselben bei Wachstum im menschlichen Organismus Kapseln bilden, nicht dagegen in künstlichen Kulturen. BONI (1900) wies Kapseln nach bei *Sarcina flava*, *S. alba*, *B. subtilis*, *mycoides*, *megatherium*, *acidi lactici*, *anthracis*, *coli*, *typhi*, *diphtheriae*, *pestis*, *Vibrio aquatilis*, *Staphylococcus pyogenes aureus* und anderen. BUERGER (1905) gibt an, daß beim Milzbrandbazillus auch in Agarkulturen eine Kapsel nachweisbar ist, daß dieselbe also nicht ausschließlich, wie andere Autoren angegeben hatten, im lebenden Körper gebildet wird. EISENBERG (1908), der wie anfangs ZETTNOW eine veraltete Auffassung der Bakterienzelle hat, indem er die gesamte Zelle als Kernsubstanz ansieht, gibt an, beim Milzbrandbazillus auf künstlichen Substraten niemals eine Kapsel beobachtet zu haben, und weist die Befunde von BONI, meist wohl mit Recht, als unzutreffend zurück.

Inwieweit die Kapsel- und Schleimbildung mit der von LÖHNIS (1921) als „Symplasmabildung“ beschriebenen Erscheinung zusammenhängt, läßt sich z. Z. noch nicht übersehen.

Das Cytoplasma

Als Cytoplasma soll hier nur der zähflüssige, vorwiegend aus Eiweißstoffen bestehende Inhalt der Bakterienzelle mit Ausschluß der ergastischen Gebilde verstanden sein. Es fragt sich zunächst, ob das Cytoplasma homogen und strukturlos ist, oder ob eine bestimmte Differenzierung oder Struktur desselben erkennbar ist. Heute nur noch von historischem Interesse ist die Ansicht BÜTSCHLIS (1890, 1896), das Plasma habe Schaumstruktur oder sei wabig gebaut. Abbildungen von Bakterien, welche BÜTSCHLI gibt, lassen mit Sicherheit erkennen, daß die „Waben“ nur normale Vakuolen sind, zum Teil handelt es sich auch um Strukturen, die durch im Plasma eingelagerte Fettröpfchen verursacht werden. MEYER (1912) vertritt die Ansicht, daß das Cytoplasma der Bakterienzelle für unsere z. Z. verfügbaren optischen Hilfsmittel völlig homogen ist, es ist physikalisch als ein Hydrohyl zu betrachten, ein zähflüssiges, homogenes, einphasiges Gebilde, dessen Struktur auch ultramikroskopisch nicht erkennbar ist.

Das Cytoplasma lebend zur Reaktion benutzter Bakterien färbt sich mit Jod-Jodkalium gelb bis braun. Mit Formol fixierte nicht angetrocknete Bakterien zeigen folgendes Verhalten des Plasmas: Verdünntes Methylenblau und Methylviolett färben stark blau, weniger gut färben

Safranin und Methylgrün. Fettfarbstoffe wie Dimethylamidoazobenzol, Sudan III und Alkannin färben dasselbe nicht, Neutralrot, Eosin und Säurefuchsin färben schlecht oder gar nicht, Fuchsin färbt sehr gut. In Eau de Javelle wird das Cytoplasma der Bakterien aufgelöst.

Zur Differenzierung der verschiedenen Bakterienspezies spielen zwei Färbemethoden eine wesentliche Rolle: Die Prüfung auf Gram-Färbbarkeit und Säurefestigkeit. Die Differenzierungen scheinen in beiden Fällen auf Verschiedenheiten des Cytoplasmas begründet zu sein, im zweiten Falle spielt vielleicht auch die Membran eine Rolle. Die Gramfärbung wird wie folgt ausgeführt: Das an ein Objektglas angetrocknete Bakterienmaterial wird über der Flamme fixiert und mit Anilinwasser-Gentianaviolett oder 1% Methylviolett in wässeriger Lösung gefärbt. Hierauf wird LUGOLsche Lösung (Jod-Jodkalium 1 : 2 : 300) auf das Präparat gebracht. Nachdem dieselbe einige Zeit eingewirkt hat, wird das Präparat in absolutem Alkohol entfärbt. Die gramnegativen Bakterien entfärben sich im Alkohol in kurzer Zeit, die grampositiven behalten die blaue Farbe bei. Genauere Untersuchungen über die Gramfärbbarkeit wurden von NEIDE (1904) angestellt, er zeigte, daß bei den einzelnen Bakterienspezies die Entfärbung im Alkohol sehr verschieden lange dauern kann, und bezeichnete die zur Entfärbung nötige Zeit als „Gramdauer“.

Nach BRUDNY (1908) sind im allgemeinen grampositive Bakterien nicht plasmolysierbar, während die nach den Angaben von A. FISCHER (1899) plasmolysierbaren Formen gramnegativ sind. Diese Angaben bedürfen jedoch einer genaueren Nachprüfung. Verschiedene Autoren geben an, daß grampositive Bakterien auch bei Erhitzen auf 75—90 Grad durch Trypsin nicht verdaut werden, während sonst gleich behandelte gramnegative Formen gelöst werden.

Das eigentliche Wesen der Gramfärbung ist bisher noch nicht einwandfrei aufgeklärt. Bei den grampositiven Bakterien scheint eine Doppelverbindung des Cytoplasmas mit dem Jod und dem blauen Farbstoff gebildet zu werden, die in Alkohol nicht löslich ist, während das Plasma der gramnegativen Formen diese Verbindung nicht bildet. Nach NEIDE (1904) und GRIMME (1902) sind besonders die fettspeichernden Formen grampositiv, während die Speicherung von Glycogen keinen Einfluß auf die Gramfärbbarkeit erkennen läßt. Es läßt sich aber leicht nachweisen, daß nicht etwa das Fett die Gramfärbung bedingt.

Wie die Gramfärbbarkeit dürfte auch die Säurefestigkeit der Bakterien durch gewisse Eigenschaften des Cytoplasmas bedingt sein. Die Färbmethode wurde seit ihrer Entdeckung durch EHRLICH (1882) mehrfach geändert, die Literatur hierüber ist von BERGER (1910) zusammengestellt. Heute führt man die Färbung am besten wie folgt aus: Am Objektglas angetrocknetes, über der Flamme fixiertes Bakterienmaterial wird mit konz. Carbolfuchsinlösung übergossen und hierauf über der Flamme bis zum Sieden erhitzt. Die Entfärbung wird mit 1% Salzsäure-Alkohol oder mit verdünnten Mineralsäuren vorgenommen. Die meisten Bakterienformen geben bei dieser Behandlung die Farbe wieder ab, die Formen, welche die Farbe beibehalten, bezeichnet man als säurefest. Es muß aber hierbei betont werden, daß in der Literatur der Begriff „säurefest“ sehr unbestimmt ist. Je nach der angewendeten Methode ist der Ausfall der Reaktion bei demselben Bakterienmaterial sehr

verschieden, aber auch Material aus ein und derselben Kultur kann, nach derselben Methode behandelt, verschieden reagieren. Eine Zusammenstellung der Literatur über die Säurefestigkeit findet sich bei GRIMME (1902).

Das Wesen der Säurefestigkeit ist ebenso wie das der Gramfärbbarkeit noch nicht vollständig aufgeklärt. Manche Autoren geben an daß die Säurefestigkeit durch Behandlung des Bakterienmaterials mit Alkohol, Äther oder Xylol bedeutend abgeschwächt oder ganz aufgehoben wird. Andererseits wird z. B. von FONTES (1909) angegeben, daß mit Xylol, Alkohol, Äther und Chloroform nacheinander in einem Soxlethapparate behandelte Tuberkelbazillen in verdünnter Salpetersäure nicht entfärbt wurden. Es ergibt sich also mit Bestimmtheit, daß nach Herauslösen aller Fettbestandteile aus der Bakterienzelle dieselbe trotzdem säurefest bleiben kann.



Fig. 8. Durch Plasmodesmen verbundene Zellen von *Bacillus asterosporus*. Vergr 2440. (Nach A. MEYER.)

Als wichtige Eigenschaft des Cytoplasmas der Bakterienzelle ist schließlich noch die Plasmolysierbarkeit zu erwähnen. Als erster hat ALFRED FISCHER (1894) gezeigt, daß die Bakterienzelle ebenso wie die Zelle höherer Pflanzen plasmolysierbar ist. In geeigneten Salzlösungen hebt sich das Cytoplasma deutlich von der Membran ab, der Plasmakörper kann bei der Plasmolyse zuweilen in mehrere getrennte Teile zerfallen, die durch dünne Fäden verbunden sein können. Eigentümlich ist, daß verschiedene Bakterienformen, auch wenn sie auf demselben Substrat gewachsen sind, sich in bezug auf Plasmolysierbarkeit sehr ungleich verhalten. Manche Formen sind sehr leicht plasmolysierbar, andere überhaupt nicht. Auch verschiedene Entwicklungsformen desselben Stammes können sehr abweichend reagieren. Meist lassen sich junge, eben aus der Spore entstandene Zellen besser plasmolysieren als alte (vgl. Fig. 4).

Genauere Untersuchungen über die Plasmolyse bei Bakterien liegen bisher nicht vor. Bei dem großen Interesse, das diese Vorgänge jetzt mit fortschreitender Entwicklung der Colloidchemie haben, wären genauere Studien über diese Frage sehr erwünscht.

Die Frage, ob bei Bakterien Plasmodesmen, d. h. feine plasmatische Verbindungsfäden nebeneinanderliegender Zellen vorkommen, ist bereits mehrfach untersucht worden. KOCH (1888) beobachtete an jungen, eingetrockneten und mit Methylenblau gefärbten Fäden des *Bacillus tumescens* feine Verbindungslinien zwischen den einzelnen Plasmamassen, die vielleicht Plasmodesmen darstellten. Es kann sich in diesem Falle aber auch um eine andere Erscheinung gehandelt haben. Genauer wurden die Plasmodesmen später von A. MEYER (1912) untersucht, der dieselben bei *Bacillus asterosporus* einwandfrei feststellte. Die feinen Plasmaverbindungen zusammenhängender Stäbchen sind nach seinen Angaben nicht in allen Entwicklungsstadien zu beobachten, sondern nur dann, „wenn die Stäbchen sich zur Abtrennung vorbereiten, d. h. wenn die Septen gerade zu quellen beginnen, ohne daß schon Einschnürung in der Septe stattgefunden hat" (s. Fig. 8).

Bei den verhältnismäßig sehr großen von einer Gallertscheide umgebenen Wasserorganismen *Crenothrix*, *Clonothrix* und *Cladothrix* sind Plasmodesmen leichter festzustellen, doch gehören diese Formen nicht zu den eigentlichen Bakterien.

Vakuolen

Im Innern fast aller lebenden Pflanzenzellen lassen sich mehr oder weniger deutlich verschieden große, von Plasma freie Stellen erkennen, die von älteren Autoren als „leer“ angesehen wurden, die aber bei genauerer Betrachtung ohne weiteres als ausgefüllt mit Flüssigkeit oder auch festen Stoffen zu erkennen sind. Bei Bakterien sind solche Vakuolen wegen der geringen Größe der Zellen naturgemäß weniger leicht zu erkennen, sie lassen sich aber in den meisten Fällen unschwer nachweisen.

Bei höheren Pflanzen können die Vakuolen verschiedener Natur sein. Es kann sich zunächst um Hohlräume im Cytoplasma handeln, die mit einer wässerigen Flüssigkeit, dem Zellsaft ausgefüllt sind. In den Vakuolen können aber neben dem Zellsaft auch andere feste und flüssige Elemente enthalten sein, schließlich kann der Zellsaft fehlen, die Vakuolen können gefüllt sein mit Öl, Fett, Schleim, Glycogen, Eiweiß oder anderen festen oder flüssigen Stoffen.

Bei den Bakterien liegen die Verhältnisse ähnlich wie bei höheren Pflanzen. Es wurden bisher außer den Zellsaftvakuolen solche beobachtet, die mit Fett, Glycogen oder Eiweiß ausgefüllt sind.

Von älteren Autoren, die sich mit der Untersuchung von Bakterien beschäftigten, wurde zunächst der Inhalt der Zelle für homogen gehalten. Die damaligen optischen Hilfsmittel und Färbemethoden waren naturgemäß für derartig feine Untersuchungen wenig geeignet. Zuerst beschrieb wohl MIGULA (1898) Zellsaftvakuolen bei *Bacillus oxalaticus*. Weitere Beobachtungen über den Gegenstand sind von A. MEYER (1912) ausführlich besprochen und zusammengestellt. Die Zellsaftvakuolen lassen sich am besten beobachten an frischem Material, und zwar an Zellen, die eben aus einer Spore ausgekeimt sind. Solche Zellen haben zuerst einen scheinbar ganz homogenen Inhalt. Nachdem die Stäbchen ausgewachsen sind und sich zur Teilung anschicken, werden die Vakuolen sichtbar, verschiedene Färbungen (Methylenblau, Fuchsin, Jod-Jodkalium) des frischen oder angetrockneten Materials lassen sie deutlicher hervortreten. Es kommt vor, daß die Bakterienzellen eine einzige, central gelegene Vakuole besitzen, meist finden sich aber mehrere, verschieden große und unregelmäßig gelagerte Vakuolen vor.

Weit häufiger und viel leichter zu beobachten als die Zellsaftvakuolen finden sich in den Bakterienzellen Vakuolen, die mit Reservestoffen oder Stoffwechselprodukten ausgefüllt sind. Über dieselben wird an anderer Stelle näher berichtet.

Geißeln

Sehr viele Bakterien zeigen in flüssigen Substraten eine lebhafte Eigenbewegung, die durch besondere Organe, sogenannte Geißeln, verursacht wird. EHRENBERG (1838) hat dieselben wohl als erster beobachtet und bezeichnet sie, da er die Bakterien für kleine Tierchen hält, als „Rüssel“. Bemerkenswert ist hierbei, daß es auch mit den besten Mikroskopen nicht möglich ist, einzelne Bakteriengeißeln direkt wahrzunehmen, da dieselben so fein sind, daß sie unter der Grenze der

Sichtbarkeit liegen. Die älteren Forscher, die angeben die Geißeln gesehen zu haben, beobachteten nur Büsche oder Zöpfe von Geißeln, die für viele Arten von Bakterien charakteristisch sind. Mit den modernen Ultramikroskopen gelingt es in den meisten Fällen leicht, auch einzelne Geißeln zu beobachten. Bei direkter mikroskopischer Beobachtung sind dieselben nur dann sichtbar zu machen, wenn sie vorher gebeizt, d. h. durch chemische Mittel aufgequollen und dadurch dicker gemacht und nachträglich gefärbt werden. Besondere Verdienste um die Ausbildung dieser Methoden haben sich LÖFFLER (1890), VAN ERMENGEN und ZETTNOW (1899) erworben (siehe Fig. 9 u. 10).

Daß alle beweglichen Bakterienarten in bewegungsfähigem



Fig. 9. Begeißelung von Bakterien aus der *Coli*-Gruppe. Vergr. 2000.

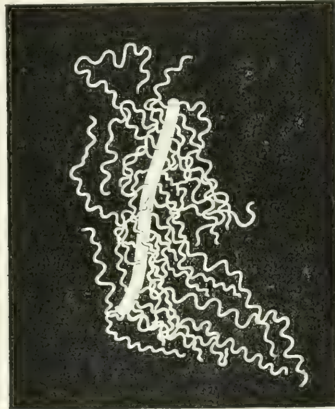


Fig. 10. Begeißelung eines Bacteriums aus der *Proteus*-Gruppe. Vergr. 2000.

Zustande Geißeln besitzen, läßt sich mit Hilfe des Ultramikroskopes leicht feststellen, die Bewegung der Bakterienzelle wird durch eine aktive Bewegung der Geißeln verursacht. Bei vielen Formen läßt sich aber feststellen, daß die Bewegungsorgane nur in ganz bestimmten Entwicklungsstadien vorhanden sind. Das Abwerfen der Geißeln läßt sich unter gewissen Bedingungen unschwer beobachten. Viele Bakterien lassen sich unter Einhaltung bestimmter Kulturmethoden unbegrenzt in begeißelter oder unbegeißelter Form fortkultivieren. Teilung, Vermehrung und Sporenbildung sind in diesen Fällen unabhängig von dem Fehlen oder Vorhandensein der Geißeln. Bei anderen Arten tragen die einzelnen Zellen Geißeln nur in gewissen Entwicklungsstadien. Bekannt ist z. B. das verbreitete Eisenbakterium *Leptothrix ochracea*, das normalerweise lange, aus Einzelstäbchen bestehende Ketten bildet, die von einer Gallertscheide umgeben sind. Einzelne dieser Stäbchen können sich lostrennen und aus der Gallertscheide heraustreten. Sie sind dann mit Geißeln versehen und haben eine lebhafte Eigenbewegung, während sie innerhalb der Scheide unbeweglich und unbegeißelt sind. Die Schwärmzellen wachsen dann wieder zu langen, unbegeißelten Ketten aus, um die sich allmählich eine Gallertscheide bildet.

Es ist nicht leicht zu entscheiden, ob die Fähigkeit, Geißeln zu bilden, allen oder nur ganz bestimmten Bakterienarten zukommt. Zunächst galten allgemein die meisten Coccaceen für geißellos. ELLIS (1902) gibt an, auch bei vielen dieser Formen Geißeln nachgewiesen zu haben. Seine Angaben wurden aber später von ZETTNOW (1918) zurückgewiesen. ZETTNOW überzeugte sich zunächst, daß im Gegensatz zu den Angaben von ELLIS unbewegliche Kokken auch durch lange fortgesetztes Überimpfen auf geeigneten Nährböden keine Beweglichkeit annahmen. Er gibt an, daß die von ELLIS beobachteten und als Geißeln bezeichneten Gebilde lediglich aus schleimigen Fortsätzen der Membran bestanden. Er beobachtete die Schleimgeißeln zuerst an Typhusbazillen, die ihre Beweglichkeit verloren hatten, und veröffentlicht von diesen, sowie von einer ganzen Anzahl anderer Bakterien eine Reihe vorzüglich ausgeführter Mikrophotographien. Er betont ferner sehr richtig, daß die von ELLIS als Geißeln angesehenen Gebilde die Länge aller bisher wirklich beobachteten echten Geißeln beträchtlich übertreffen. Die Angaben von ELLIS dürften damit widerlegt sein.

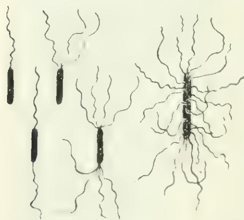


Fig. 11. Verschiedene Typen der Begeißelung. (Monotriche, lophotriche und peritriche Begeißelung).

Bei *Bacillus anthracis*, der wegen seiner bedeutenden Größe und leichten Kultivierbarkeit zu zahllosen Untersuchungen verwendet wurde, konnten bisher niemals Geißeln nachgewiesen werden, woraus man aber nicht unbedingt schließen kann, daß dieser Organismus nicht fähig sei, solche unter gewissen Bedingungen zu bilden. Es wäre immerhin möglich, daß der Milzbrandbazillus eine Dauermodifikation eines Organismus ist, der Geißeln ausbilden kann. Die feststehende Tatsache der großen Modifizierbarkeit der Bakterien findet namentlich in der medizinischen Literatur noch viel zu wenig Beachtung.

Man teilt gewöhnlich die Bakterien in bezug auf ihre Begeißelung in gewisse Gruppen ein, und zwar spricht man von einem monotrichen, einem lophotrichen und einem peritrichen Typus. Die monotrichen Bakterien haben gewöhnlich eine Geißel an einem Ende der Zelle, man bezeichnet diesen Fall als polare Begeißelung, sitzt an jedem Ende der Zelle je eine Geißel, so bezeichnet man die Begeißelung als bipolar. In selteneren Fällen sitzt die eine Geißel nicht am Ende des Bakterienstäbchens, sondern seitlich an dessen Längsseite. Lophotrich begeißelt nennt man Bakterien, die an einem Pol einen Schopf (Büschel) von Geißeln tragen. Die lophotriche Begeißelung kann ebenfalls polar oder bipolar sein. Die Büschel können aus zwei oder vielen Einzelgeißeln bestehen. In den meisten Fällen sind es ungefähr 5—25. Sind die Geißeln über die ganze Oberfläche der Zelle verteilt, so nennt man die Begeißelung peritrich (s. Fig. 11).

Die einseitig monotrich und lophotrich begeißelten Bakterien scheinen eine gewisse Polarität der Zelle aufzuweisen. Das geißeltragende Ende reagiert auf Reize anders als das geißelfreie. Bei den peritrich begeißelten Stäbchen können die Geißeln die gesamte Oberfläche gleichmäßig bedecken, es gibt aber auch Formen, bei denen sie an den

Endflächen fehlen. Nach der Teilung eines Stäbchens sind die an der Trennungsstelle liegenden Wände zunächst immer geißelfrei, die Neubildung der Geißeln kann aber sehr rasch vollendet werden. Ob die Geißeln bei lophotrichen Formen einzeln oder am Grunde vereinigt der Zelle aufsitzen, konnte bisher nicht sicher entschieden werden.

Die Anzahl der Geißeln ist für eine bestimmte Bakterienart nicht konstant, schwankt aber immer nur innerhalb gewisser Grenzen. So finden wir z. B. bei Mikrokokken Zellen mit 1—5 Geißeln, bei Sarcinen wurden 1—4 beobachtet. Lophotrich begeißelte Spirillen können in jedem Zopf 2—30 Geißeln haben. Bei Stäbchen ist die Geißelzahl je nach der Art äußerst verschieden, es gibt Formen mit 4—6 Geißeln, andere sind so dicht mit denselben bedeckt, daß ihre Oberfläche einem Haarpelz gleicht.

Wie bereits erwähnt wurde, sind die Geißeln der Bakterien so dünn, daß sie mit dem gewöhnlichen Mikroskop nicht mehr beobachtet



Fig. 12. Begeißelung von Schwefelspirillen. (Nach BUDER.)

werden können. Sie sind nur sichtbar nach Behandlung (Beizen) mit gewissen chemischen Stoffen, welche ein Aufquellen der Geißelsubstanz verursachen, so daß sie bei nachträglicher Färbung direkt beobachtet werden können. Mit dem Ultramikroskop sind Bakteriengeißeln auch in lebendem Zustande leicht zu sehen (s. Fig. 12). Die Geißeln sind lange, cylindrische, gleichmäßig dicke, d. h. an den Enden nicht zugespitzte Fäden von höchstens 0,1—0,2 μ Durchmesser. Die Länge derselben ist je nach der Bakterienspecies sehr verschieden, sie kann kürzer sein als die betr. Bakterienzelle, vielfach ist sie aber bedeutend länger. Bei *Sarcina agilis* z. B. werden die Geißeln 15—19 μ lang, bei *Micrococcus citreus agilis* ungefähr 13 μ, bei *Micrococcus agilis* Cohen 9—10 μ, bei *Bacterium typhi* 8—10 μ, bei *B. Proteus* 12—16 μ und bei *B. subtilis* 6—12 μ.

Nach A. MEYER werden die Geißeln vom Plasmakörper der Bakterienzelle gebildet, sie sind nicht Fortsätze der Membran oder Schleimkapsel, wie ursprünglich angenommen wurde. Namentlich ELLIS (1902) betont, daß die Geißeln mit dem Cytoplasma direkt zusammenhängen. Sie stellen Fortsätze des Plasmas dar, welche durch Öffnungen der Membran nach außen treten. Nach ZETTNOW (1918) liegt für die Annahme, daß die Geißeln vom inneren Plasma ausgehen, kein Grund vor. Er gibt an, bei seinen sehr zahlreichen Versuchen, die zum Teil genau nach den Angaben von A. MEYER und ELLIS ausgeführt wurden, niemals einen Zusammenhang der Geißeln mit dem Plasma beobachtet zu haben. Er sagt: „Solange ein sicheres Verfahren, den Zusammenhang der Geißeln mit dem Plasma zu erkennen, nicht angegeben ist, muß ich mich auf

den Boden des durch unzählige Versuche sicher Bewiesenen stellen und annehmen, daß sie vom Ektoplasma, d. h. von der Membran oder der Schleimhaut abgehen."

Die Ansichten exakter und erfahrener Forscher über die Natur der Bakteriengeißeln widersprechen sich also und es ist schwer zu entscheiden, welche der beiden Ansichten richtig ist. Vom biologischen Standpunkte aus ist es wahrscheinlich, daß die Geißeln Plasmafortsätze und nicht Membranbestandteile sind. Ob der Nachweis aber durch mikroskopische Beobachtung wirklich erbracht ist, erscheint zweifelhaft. Vielleicht läßt sich auf mikrochemischem Wege eine Entscheidung herbeiführen, da das Plasma aus leicht nachweisbaren Eiweißstoffen besteht, die Membran dagegen nicht.

In frischen Präparaten größerer, begeißelter Bakterienformen findet man häufig sogenannte Geißelzöpfe, das sind Gebilde, die durch Aneinanderlagerung spiralig gedrehter Geißeln hervorgebracht werden. Die Zöpfe können den lebenden Bakterien anhaften, sie können aber auch frei im Präparat herumliegen. Es handelt sich bei diesen Gebilden wohl lediglich um eine rein mechanische Zusammenlagerung spiralig gedrehter, lebender oder abgeworfener Geißeln, irgend eine biologische Bedeutung scheint ihnen nicht zuzukommen. Zuerst beschrieben wurden die Geißelzöpfe von Löffler (1890), der dieselben in Serumkulturen des Rauschbrandbazillus entdeckte. Eine sehr eingehende Beschreibung derselben gibt A. Meyer (1912).

Bei Flagellaten und ähnlichen Organismen läßt sich nachweisen, daß die Geißeln häufig an einem Ende einen sogenannten Basalkörper tragen, ein Gebilde, das wohl als Bewegungscentrum der Geißeln anzusehen ist. Beim Plasmolysieren großer, polarbegeißelter Bakterien kann man zuweilen beobachten, daß an der Ansatzstelle der Geißeln ein kleiner Teil des Plasmas zurückbleibt, während sich die Hauptmasse nach dem entgegengesetzten Teil der Zelle zurückzieht. Diese Beobachtung wurde zuerst von Fischer (1895) beschrieben, später beschäftigten sich Reichert (1909), Jamamoto (1910) und Fuhrmann (1910) mit dieser Frage. Besonders Fuhrmann, der große Spirillen mit Jod-Jodkaliumlösung plasmolysierte, vertritt die Meinung, daß der Plasmarest ein Basalkörper wie bei den Flagellaten sei. Diese Ansicht wurde jedoch später von A. Meyer widerlegt.

Der Zellkern

Von größtem biologischen Interesse ist die Frage, ob die Bakterienzelle einen Zellkern besitzt, oder ob ein solcher im Gegensatz zu fast allen anderen Lebewesen bei den Bakterien nicht vorhanden ist. Es ist von vornherein zu erwarten, daß die Entscheidung der Frage nicht leicht ist, da der Kern der an sich schon sehr kleinen Bakterienzelle in den meisten Fällen an der Grenze der mit unseren optischen Hilfsmitteln möglichen Erkennbarkeit liegen muß. Bei allen höheren Lebewesen können wir in jeder Zelle einen oder mehrere Kerne leicht nachweisen, und alle bisher in unübersehbarer Zahl ausgeführten Untersuchungen lassen mit Sicherheit erkennen, daß der Kern ein wesentlicher, vielleicht sogar der wichtigste Bestandteil der Zelle ist. Es wäre

nun außerordentlich merkwürdig, wenn gerade den Bakterien, Organismen, die eine ganz erstaunliche Wachstumsintensität und Vermehrungsfähigkeit besitzen, der Zellkern gänzlich fehlen sollte.

In der Literatur finden sich bereits zahlreiche Arbeiten über die Zellkernfrage der Bakterien[1]). Berichte über positive und negative Befunde sind in gleich großer Zahl vorhanden. Es muß zunächst nochmals betont werden, daß die Bakterienzellkerne an der Grenze der Sichtbarkeit liegen müssen, so daß Irrtümer leicht vorkommen können. Viele angeblich positive Befunde können wir heute einfach dadurch erklären, daß andere Inhaltsstoffe (Reservestoffe) der Zelle für Kerne angesehen wurden. Die Verschiedenheiten der Befunde erklären sich zum Teil auch daraus, daß die Autoren sehr verschiedene Untersuchungsobjekte anwendeten, denn es ist keineswegs wahrscheinlich, daß alle zu dem weiteren Kreis der Bakterien gerechneten Organismen gleichgebaut sein müssen. Bedeutende Bakterienforscher, welche die Bakterienzelle für kernlos hielten, sind z. B. A. FISCHER (1897, 1903) und MIGULA (1897). Sie nehmen an, daß die Bakterienzelle lediglich aus einem Protoplasmakörper besteht, der Vakuolen und vielleicht Reservestoffe einschließt.

Eine andere Gruppe von Forschern, zuerst wohl BÜTSCHLI (1890), nahm an, daß die Hauptmasse des Bakterienkörpers (Zentralkörper) den Kern darstelle, der nur von einer sehr dünnen Protoplasmaschicht umgeben sei. Bei kleineren Bakterienformen sollte diese Plasmaschicht eventuell ganz fehlen können, so daß diese Organismen schließlich nur noch Zellkerne darstellen würden. Bekanntere Forscher, die diese Ansicht vertraten, sind z. B. ZETTNOW (1891), WARLICH (1892), GOTSCHLICH (1903) und RŮŽIČKA (1903, 1904, 1907). Diese Annahme, daß die ganze Bakterienzelle als Kern aufzufassen sei, braucht heute nicht mehr widerlegt zu werden. Nachdem es zuerst A. FISCHER gelungen war, Bakterien zu plasmolysieren, sind noch eine große Reihe von anderen Beobachtungen gemacht worden, welche die Zellnatur des Bakterienkörpers außer Frage stellen.

Eine dritte Ansicht ist die, daß die Bakterienzellen echte Zellkerne besitzen. Für diese Annahme haben sich besonders ausgesprochen: SCHOTTELIUS (1888), WAGER (1891), WAGNER (1898), ILKEWICZ (1894) und NAKANISHI (1901). In neuester Zeit verdienen hier vor allem die Arbeiten von A. MEYER und seinen Schülern Beachtung, die einer eingehenderen Besprechung bedürfen.

MEYER arbeitete hauptsächlich mit *Bacillus asterosporus*, *B. tumescens* und *B. amylobacter*, da diese verhältnismäßig großen Formen meist wenig oder keine Reservestoffe enthalten, die Kerne vortäuschen könnten. Es lag natürlich nahe, besonders Bakterienzellen zu untersuchen, die eine beginnende Sporenbildung zeigten, denn es ist mit Sicherheit anzunehmen, daß ein Zellkern, falls ein solcher in der Zelle enthalten ist, in die Sporen eingeschlossen wird. MEYER fand nun in der Tat, daß sich in den Sporenanlagen durch Färbung mit Jod oder Rutheniumrot Gebilde nachweisen lassen, die als Kerne gedeutet werden können. Auch Formolfuchsin und stark verdünntes Methylenblau lassen diese Kerne deutlich hervortreten. Die Färbungen gelingen immer nur an lebendem

[1]) Vgl. auch die Diskussion der Kernfrage in Bd. II, S. 699ff. (TISCHLER „Karyologie“) dieses Handbuches. (Der Herausgeber.)

Material, auf die übliche Weise durch Antrocknen fixierte Bakterien lassen die Kerne niemals erkennen. Weit schwieriger als die Darstellung dieser Sporenkerne gelingt der Nachweis von Kernen in sporenfreiem Material, aber auch bei diesem wurden einer oder mehrere solcher Kerne in der Zelle nachgewiesen (s. Fig. 13 und 14).

Diese als Zellkerne angesprochenen Gebilde wurden zunächst beobachtet bei stäbchenförmigen, sporenbildenden Bakterien, später auch mit Sicherheit bei Mikrokokken und Sarcinen. Merkwürdig ist, daß sie bei den verhältnismäßig sehr großen Spirillen bisher nicht festgestellt werden konnten.

Nach A. Meyer haben die von ihm für Zellkerne gehaltenen Körnchen in den Bakterienzellen folgende Eigenschaften: Sie stellen farblose, etwas stärker als das Protoplasma lichtbrechende, rundliche



Fig. 13. *Bacillus amylobacter*, in kochendem Wasser fixiert, in den Sporenanlagen Kerne deutlich sichtbar. Vergr. 2500. (Nach A. Meyer.)



Fig. 14. „Säurefeste Substanz" (Zellkerne oder Chromatin?) in Milzbrandstäbchen. (Nach Preisz.)

Gebilde von etwa 0,3 μ Durchmesser dar. Im Dunkelfelde erscheinen dieselben optisch leer. Beim Absterben der Zelle werden die Körnchen zerstört, sie lassen sich durch Kernfixierungsmittel fixieren, auch durch Kochen mit Wasser. Sie lassen sich ferner mit Kernfärbungsmitteln, welche die Membran durchdringen, färben und unterscheiden sich chemisch und färberisch streng von Cytoplasma, Fett, Glykogen und Volutin. Als wesentlichste Unterscheidungsmerkmale von Volutinkörnern, mit denen sie noch am leichtesten verwechselt werden könnten, sind folgende Punkte hervorzuheben. Die Körnchen sind in angetrockneten und fixierten Präparaten durch keinerlei Mittel sichtbar zu machen, die Volutinkörner dagegen leicht durch Methylenblau und Schwefelsäure. Verdünntes Methylenblau färbt sowohl die Körnchen als auch die Volutinkugeln, bei Zusatz von verdünnter Schwefelsäure werden aber die Körnchen entfärbt, nicht dagegen das Volutin. Läßt man stark verdünntes Methylenblau auf die lebenden Zellen einwirken, so färbt sich immer zuerst das Volutin, erst später, aber überhaupt nicht in allen Fällen färben sich die Körnchen, und zwar wesentlich schwächer als das Volutin. Nach Zusatz von verdünnter Schwefelsäure verblassen Körnchen und Cytoplasma, während das Volutin dunkler hervortritt.

Kocht man ferner das Bakterienmaterial mit Wasser, so löst sich das Volutin, während die Körnchen fixiert werden und dann mit verschiedenen Farbstoffen gefärbt werden können. Endlich gibt Meyer noch eine Methode zur Färbung der Körnchen an, die sich jedoch nach

seinen eigenen Angaben nicht in allen Fällen bewährte. Man bringt eine kleine Öse voll Bakterienmaterial in einen Tropfen Formol und läßt dasselbe 4—5 Minuten lang einwirken. Hierauf setzt man 1—2 Tropfen einer Fuchsinlösung hinzu und rührt mit dem Platindrahte gut um. Nachdem das Gemisch zehn Minuten lang unter mehrmaligem Umrühren eingewirkt hat, untersucht man eine Probe davon unter dem Mikroskop. Die Körnchen werden dann sichtbar, in manchen Fällen allerdings erst nach längerer Zeit.

Ich habe selbst die Angaben MEYERS wiederholt nachgeprüft und kann die Richtigkeit derselben bestätigen. Daß in den Zellen vieler Bakterienarten Körnchen vorhanden sind, die wohl kaum als Reservestoffe angesehen werden können und die ihrem ganzen Verhalten nach wohl Zellkerne oder wenigstens diesen funktionell gleichwertige Gebilde darstellen können, unterliegt keinem Zweifel. Ob es sich dabei aber tatsächlich um echte Zellkerne handelt, ist noch keineswegs erwiesen. Es müßten zur Entscheidung dieser Frage noch viel eingehendere Untersuchungen angestellt werden. Vor allem müßten zunächst einmal Teilungsvorgänge einwandfrei festgestellt werden.

VEJDOVSKY (1900, 1904) isolierte einen Organismus aus dem Inneren eines Flohkrebses, den er für ein Bakterium hält und den er als *B. gammari* bezeichnet. In diesem Organismus hat er nun wohl zweifellos echte Kerne und sogar Teilungsstadien mit typischen Kernspindeln gefunden. Es ist aber sehr zweifelhaft, ob der Organismus zu den Bakterien zu rechnen ist, jedenfalls sind die Kernverhältnisse in diesem Falle sicher von denen echter Bakterien wesentlich abweichend. Die Angaben, die MENCL (1910) über die Kernteilung bei Sarcinen und Kokken macht, entsprechen nicht dem heutigen Stande der Wissenschaft und wurden von A. MEYER mit Recht zurückgewiesen.

Im Gegensatz zu der vorerwähnten Auffassung, daß die in den Bakterienzellen beobachteten Körnchen echte Kerne darstellen, bedarf eine andere Anschauung einer näheren Besprechung. In neuerer Zeit hat man bei der Erforschung gewisser Protozoen gefunden, daß die Zellen nur in einem bestimmten Entwicklungsstadium einen echten Zellkern besitzen, während der übrigen Lebensdauer ist der Kern aufgelöst in kleine Teilchen, die im gesamten Cytoplasma verteilt sind und die sich Farbstoffen gegenüber ähnlich verhalten wie das Chromatin in den Zellkernen höherer Organismen. Die Substanz der aufgelösten Zellkerne wird als „Chromidialsystem" bezeichnet. Manche Protozoen besitzen überhaupt keinen echten Kern mehr, in allen Entwicklungsstadien läßt sich nur ein Chromidialsystem nachweisen, in einzelnen Fällen ist das Chromatin so fein im Plasma verteilt, daß es sich überhaupt nicht mehr als färbbare Einzelkörnchen nachweisen läßt.

Man hat nun natürlich versucht, ähnliche Verhältnisse bei den Bakterien nachzuweisen. Von besonders großen, von den Haupttypen der echten Bakterien merklich abweichenden Formen soll hier zunächst nicht gesprochen werden, da sich dieselben in den Kernverhältnissen wesentlich abweichend verhalten können.

Zunächst ist die Ansicht einiger Forscher zu erwähnen, die annehmen, daß die Chromatinsubstanz in Form von Bändern, Spiralen, Waben oder Netzen in der Bakterienzelle verteilt sei. Namentlich SWELLENGREBEL (1906, 1907) vertritt diese Ansicht und gibt zahlreiche

Abbildungen der von ihm untersuchten Objekte. Er beobachtete bei *Bacillus maximus buccalis*, *Spirillum giganteum* und einem als *Bacterium binucleatum* bezeichneten Organismus, zum Teil spiralig angeordnete Querbänder, die er als Kernspiralen bezeichnet. Auch von *Sphaerotilus natans* und verschiedenen Thiothrixarten beschreibt er ähnliche Befunde (s. Fig. 15 u. 16).

Die Angaben von SWELLENGREBEL wurden von verschiedenen Forschern nachgeprüft, zum Teil an seinen eigenen Präparaten. Es unterliegt keinem Zweifel, daß die von ihm beobachteten bandförmigen oder spiraligen Figuren mit Kernsubstanz (Chromatin) nichts zu tun haben. Es handelt sich lediglich um gefärbtes Plasma, das durch Vakuolen oder Reservestoffe die bezeichnete Form angenommen hat.

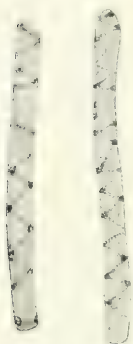


Fig. 15. Kernspiralen von *Bacillus maximus buccalis*. (Nach SWELLENGREBEL.)

Nach einer anderen Ansicht findet sich die Kernsubstanz im Plasma verteilt in Form metachromatischer Körnchen oder Chromatinkörnchen. Besonders GUILLIERMOND (1907, 1908) vertritt diese Auffassung, und zwar stellte er seine Beobachtungen mit gut bekannten, echten Bakterien an, z. B. *Bacillus mycoides*, *B. asterosporus*, *B. alvei*, *B. megatherium*, *B. radiciosus* und *Spirillum volutans*. Seine Ausführungen sind durch zahlreiche Abbildungen erläutert. GUILLIERMONDs Befunde wurden später von A. MEYER als unrichtig hingestellt, er erklärt die als Chromatinkörner bezeichneten Gebilde als durch Inhaltsstoffe zusammengedrückte, den Farbstoff länger festhaltende Cytoplasmamassen. Betrachtet man daraufhin die Abbildungen GUILLIERMONDs, so könnte die Annahme MEYERs in vielen Fällen wohl zutreffen, eine Anzahl von Figuren läßt diese Deutung aber kaum zu (s. Fig. 17).



Fig. 16. Chromatinspirale von *Bacillus nitri*. (Nach AMBROZ.)

Zu ähnlichen Ergebnissen wie GUILLIERMOND kam HINZE (1902). Er untersuchte genau einen sehr großen Organismus, das Schwefelbakterium *Beggiatoa mirabilis*. Es gelang durch diesen, bis 50 μ dicken Bakterienkörper Mikrotomschnitte herzustellen. HINZE fand, daß den Zellen echte Kerne fehlen, dagegen stellte er zahlreiche verschieden große, feine Körnchen fest, die unregelmäßig im Cytoplasma verteilt waren und die er auf Grund ihres färberischen Verhaltens als Chromatinkörnchen bezeichnet (s. Fig. 18). Ganz ähnliche Verhältnisse wurden bei anderen großen Schwefelbakterien, und zwar bei *Thiophysa volutans* und *Hillhousia* beobachtet.

In vorliegenden Fällen ist wohl sicher erwiesen, daß echte Zellkerne fehlen, daß aber die Chromatinsubstanz in Form feiner Körnchen im Cytoplasma verteilt ist. Es ist dabei aber besonders hervorzuheben, daß die erwähnten Organismen in ihrem ganzen Bau von den echten Bakterien wesentlich abweichen, sie scheinen den Blaualgen wesentlich näher zu stehen als diesen. *Beggiatoa mirabilis* unterscheidet sich von gewissen *Oscillaria*-Arten lediglich durch das Fehlen des Farbstoffes. Es ist jedenfalls nicht angängig, die erwähnten Befunde für die echten Bakterien zu verallgemeinern, es ist vielmehr wahrscheinlich, daß diese sich in bezug auf die Kernverhältnisse wesentlich anders verhalten.

Endlich verdient eine letzte Gruppe von Befunden Erwähnung, die sich allerdings auf Organismen beziehen, deren Kenntnis zurzeit noch recht mangelhaft ist. Zuerst wurde von SCHAUDINN (1902) ein eigentümlicher Organismus näher beschrieben, den er im Darminhalt der Küchenschabe gefunden hatte und den er als *Bacillus bütschlii* bezeichnet. Es gelang leider nicht, den Organismus zu kultivieren. Es handelte sich um Stäbchen von gewöhnlich 50—60 μ Länge und 4—5 μ Breite. Die Stäbchen besaßen Eigenbewegung und sind nach SCHAUDINN dicht mit Geißeln besetzt. SCHAUDINN fand nun, daß im vegetativen Zustande in den Zellen ein Kern nicht nachweisbar war, daß ein solcher aber bei beginnender Sporenbildung nachgewiesen werden konnte. Er

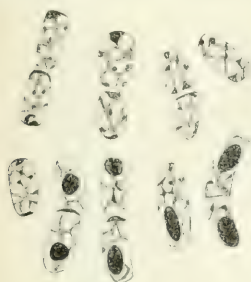


Fig. 17. *Bacillus mycoides.* Wabenförmiges Protoplasma mit eingelagerten Chromatinkörnchen. (Nach GUILLIERMOND.)

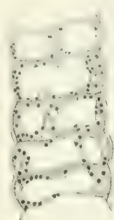


Fig. 18. Mikrotomschnitt durch einen Faden von *Beggiatoa mirabilis.* Die Chromatinkörnchen sind dunkel gefärbt, die hellen Stellen im Plasma waren mit Schwefeltropfen ausgefüllt. Vergr. 700. (Nach HINZE.)

erklärt seine Befunde wie folgt: „Ich habe die Vorstellung, daß die Kernsubstanzen, welche schon bei höheren Mikroorganismen in einem morphologisch differenzierten Gebilde, dem Zellkern, eine bestimmte Gruppierung und Organisation angenommen haben, bei unserem *Bacillus* während des größten Teiles seines Lebens diffus durch das ganze Plasma verteilt sind; nur bei der Sporenbildung kommt es zur Ausbildung eines den echten Zellkernen der höheren Organismen vergleichbaren Gebildes, ich meine die erste Anlage der Spore, die morphologisch einem einfachen Zellkern, wie wir ihn von vielen Protozoen kennen, außerordentlich ähnlich ist. Also nur für eine kurze Lebensperiode kommt es zur morphologischen Sonderung von Kernsubstanz (in Form eines Zellkerns) und Protoplasma. Während der Sporenruhe geht diese Differenzierung wieder verloren, der junge Keimling läßt keine Sonderung in Kern und Protoplasma erkennen."

Aus den Beschreibungen und Abbildungen SCHAUDINNs geht hervor, daß sich die Chromatinsubstanz bei beginnender Sporenbildung in Form eines geraden oder mehr oder weniger geschlängelten Bandes im Inneren der Zelle differenziert, und daß an einem oder an beiden Enden des Bandes Chromatinansammlungen auftreten, die später den Sporenkern bilden (s. Fig. 19).

Zu auffällig ähnlichen Befunden kam in letzter Zeit SCHUSSNIG (1920). Er studierte ein regelmäßig im Blinddarm des Meerschweinchens vorkommendes stäbchenförmiges Bakterium von 5—8 μ Länge und 1—2 μ Breite, das er als *Bacterium caviae* bezeichnet. Leider ist auch in diesem Falle eine Kultur des Organismus nicht gelungen. Das frische Bakterienmaterial wurde auf Objektgläser ausgestrichen, am vorteilhaftesten mit FLEMMINGscher Lösung fixiert und nach HEIDELHAIN gefärbt. Bei vielen Exemplaren ließ sich nach dieser Methode eine Differenzierung nicht erkennen. „Neben diesen unstrukturierten Zellen fallen weiter solche auf, die in ihrem Inneren, und zwar zentral und parallel der Längsachse, eine langgestreckte Ansammlung von größeren

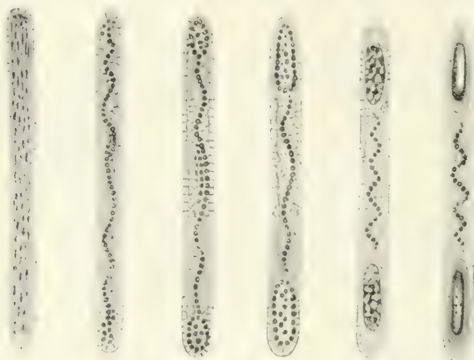


Fig. 19. Sporenbildung bei *Bacillus bütschlii*, Chromatinkörner spiralig angeordnet. Vergr. 1000. (Nach SCHAUDINN.)

Körnchen enthalten, die viel stärker als das umgebende Cytoplasma den Farbstoff speichern. Diese Körnchenreihen resp. Ansammlungen nehmen entweder die Gestalt einer unregelmäßig verlaufenden Spirallinie an, oder sie bilden zwei getrennte, mit der Längsachse parallel verlaufende Streifen, oder aber sie treten in Form eines breiten unregelmäßig konturierten Streifens auf.“ SCHUSSNIG bezeichnet diese Chromatinbänder als „Chromatinseele“. „Bei der Teilung der Zelle zerlegt sich die Substanz der Chromatinseele in die zwei Anlagen der Tochterzellen. Die beiden nun getrennt auftretenden Ansammlungen verkürzen sich ein wenig und lassen so zwischen sich in der Mitte der Zelle eine quergestellte, freie helle Zone übrig. Hier differenziert sich langsam eine Trennungsschicht, die zuerst in Form einer ganz zarten Plasmaschicht, welche immer dichter und breiter wird, auftritt. Später wird die Zelle an dieser Stelle eingeschnürt, bis die beiden Tochterindividuen voneinander getrennt werden.“

In anderen Individuen des *B. caviae* wurden ein oder zwei Gebilde beobachtet, die SCHUSSNIG als Kerne ansieht, an einzelnen Individuen konnten sogar Kerne neben der Chromatinseele beobachtet werden.

Schussnig schließt aus seinen Befunden, daß in ein und demselben Organismus in bestimmten Entwicklungsstadien Zellkerne vorhanden sein könnten, in anderen Stadien dagegen ist das Chromatin mehr oder weniger fein verteilt, es liegt ein Chromidialsystem vor (s. Fig. 20).

Es wäre nun zusammenfassend zu erörtern, was bisher wirklich positives über die Kernfrage der Bakterien festgestellt ist. Zunächst ist nochmals ausdrücklich zu betonen, daß der Begriff „Bakterien" ein sehr unsicher umgrenzter ist. Vor allem die Befunde, die an verhältnismäßig großen, meist zu den Bakterien gerechneten Mikroorganismen gemacht wurden, dürfen keineswegs für alle Bakterien verallgemeinert werden.

Die Ansichten, daß die Bakterien kernlos sind oder daß die Hauptmasse des Bakterienkörpers (Zentralkörper) die Kernsubstanz darstelle, lassen sich heute nicht mehr aufrecht erhalten.



Fig. 20. Chromatinseele, Kerne, Zellteilung und Sporenbildung von *Bacillus caviae*. Vergr. 3000. (Nach Schussnig.)

Als sicher erwiesen dürfte gelten, daß in echten Bakterien kleine Körnchen vorhanden sind, die sich in ihrem färberischen oder sonstigen Verhalten von den anderen Inhaltsstoffen der Zelle wesentlich unterscheiden. Die Ansicht von Meyer und seinen Schülern, daß diese Körnchen Zellkerne oder wenigstens diesen funktionell ähnliche Gebilde darstellen, ist in vieler Hinsicht wahrscheinlich, sie ist aber noch keineswegs sicher bewiesen.

Feststehend dürfte ferner sein, daß gewisse große, nicht zu den echten Bakterien zu rechnende Formen (z. B. *Beggiatoa mirabilis*) Chromatin in Form von feinen Körnchen unregelmäßig im Cytoplasma verteilt enthalten, und daß in diesen Fällen echte Zellkerne bestimmt nicht vorhanden sind.

Ferner gibt es sicher Organismen (*Bacillus bütschlii* und *B. caviae*), bei denen nur in gewissen Entwicklungsstadien Chromatin bezw. Kerne nachweisbar sind. Auch diese Organismen nehmen eine Sonderstellung ein, sie können nach den bisher vorliegenden Untersuchungsergebnissen nicht ohne weiteres zu den echten Bakterien gerechnet werden.

Reservestoffe

Wir finden bei allen höheren Organismen, daß namentlich in bestimmten Entwicklungsstadien hochwertige Nährstoffe in gewissen Zellen gespeichert werden, die unter anderen Lebensbedingungen wieder resor-

biert und als Baustoffe und Energiequelle für weiteres Wachstum verwertet werden können. Auch bei Bakterien finden sich ähnliche Erscheinungen, die besonders von A. Meyer und seinen Schülern in exakter Weise untersucht und beschrieben wurden. Bei den Bakterien wurden bisher als Reservestoffe nachgewiesen Kohlehydrate, Fette und Eiweißstoffe, wie im folgenden näher besprochen wird.

Kohlehydrate

Die weitaus wichtigsten Reservestoffe höherer Pflanzen sind Kohlehydrate. Zuckerarten oder Stärke werden von fast allen Pflanzen gespeichert. Bei Bakterien, die ja einen wesentlich anderen Stoffwechsel haben, wurden gerade diese wichtigsten Reservestoffe der höheren Pflanzen bisher nicht nachgewiesen. Wenn Stärke und Zucker als Reservestoffe bei Bakterien überhaupt vorkommen, so spielen sie sicher nur eine untergeordnete Rolle. Sicher nachgewiesen wurde bei Bakterien Glycogen, und ein diesem nahe verwandter Stoff, die Granulose oder das Iogen.

Glycogen ist ein Kohlehydrat, das namentlich in den Zellen des tierischen Organismus (Leber) abgelagert wird. Bei Bakterien findet man häufig im Plasma eingelagert Tröpfchen, die sich mit Jod braunrot färben, die Färbung verschwindet beim Erwärmen, tritt aber beim Abkühlen wieder auf. In Malzauszügen und Speichel lösen sich die Tröpfchen auf, desgleichen beim Erhitzen in verdünnten Säuren. Der Reservestoff ist in den Bakterienzellen meist nicht in fester Form, sondern als mehr oder weniger zähflüssige Tröpfchen eingelagert.

Die beschriebenen Tröpfchen in den Bakterienzellen verhalten sich dem tierischen Glycogen sehr ähnlich, ob sie mit diesem aber wirklich vollkommen übereinstimmen, konnte bisher nicht nachgewiesen werden. Zuweilen finden sich in den Bakterienzellen auch Tröpfchen, die sich mit Jod ähnlich wie das Glycogen färben, die aber beim Erwärmen die Farbe nicht wieder verlieren. Es handelt sich hierbei wohl um andere Kohlehydrate, vielleicht Dextrin oder ähnliche Stoffe, die eine Mittelstellung zwischen Stärke und Zucker einnehmen.

Viel besprochen in der Literatur wurde ein anderes in der Bakterienzelle in Form von Tröpfchen oder Körnchen vorkommendes Kohlehydrat, die Granulose oder das Iogen. Dieser Reservestoff gibt ähnliche Reaktionen wie das erwähnte Glycogen, unterscheidet sich aber von diesem wesentlich dadurch, daß er sich mit Jod blau färbt. Wegen der Blaufärbung wurde dieser Stoff von den ersten Beobachtern für Stärke gehalten. Namen wie *Bacillus amylobacter* und *Spirillum amyliferum* weisen auf diese Annahme hin. Zuerst nachgewiesen wurde diese sich mit Jod färbende „Granulose" von Trécul (1865) und van Tieghem (1879). Genauere Angaben über neuere Untersuchungen finden sich bei A. Meyer. Von ihm und seinen Schülern wurden Kohlehydrate als Reservestoffe der Bakterien nachgewiesen bei *Bacillus carotarum*, *B. cohaerens*, *B. simplex B. subtilis*, *B. teres*, *B. amylobacter*, *B. asterosporus*, *B. sphaericus*, *B. robur* und *Spirillum giganteum*. Bei einer großen Zahl anderer untersuchter Formen konnten keine Kohlehydrate nachgewiesen werden.

Fette

Eine sehr bedeutende Rolle als Reservestoffe spielen bei den Bakterien Fette. Das Fett findet sich in Form stark lichtbrechender Tröpfchen im Plasma und läßt sich mit Hilfe von Farbstoffen und Lösungsmitteln leicht nachweisen. Daß es sich bei diesen Reservestoffen nicht um eine bestimmte chemische Verbindung handelt, sondern um eine große Gruppe von Körpern, ist von vornherein anzunehmen. Ein wissenschaftlich einwandfreier Nachweis des Fettes in Bakterienzellen wurde zuerst von A. Meyer (1899) gegeben, unsere heutige Kenntnis des Reservefettes der Bakterien gründet sich hauptsächlich auf seine Untersuchungen und die seiner Schüler.

Das Fett ist in den Bakterienzellen in Form farbloser, stark lichtbrechender Tröpfchen enthalten. Die Größe der einzelnen Tröpfchen ist sehr verschieden. In jungen Zellen finden sich häufig äußerst feine Tröpfchen in großer Zahl im Cytoplasma verteilt, in älteren Zellen können dieselben sehr groß werden, sie können den Durchmesser der Zelle erreichen und können schließlich die ganze Zelle dicht ausfüllen, so daß das Cytoplasma in wabig geformte Stränge zusammengedrückt wird.

Eisessig löst die Fettropfen der Bakterien, desgleichen scheinen sie sich in Chloralhydrat zu lösen, doch ist die letztere Reaktion unsicher, da das Unsichtbarwerden der Tropfen im Chloralhydrat wenigstens zum Teil mit dem Lichtbrechungsvermögen zusammenhängen kann. Durch Osmiumsäure werden die Tropfen nicht geschwärzt. Bemerkenswert ist, daß die Fette mit Alkohol oder Chloroform nicht aus den Bakterien herausgelöst werden können. Das beruht nach A. Meyer darauf, daß diese Lösungsmittel nicht durch die Bakterienmembran hindurchgelassen werden. In verdünnter Kalilauge werden die Fettropfen allmählich verseift.

Geeignete Färbungen der Fettropfen sind nach A. Meyer folgende: Dimethylamidoazobenzol färbt die Tropfen intensiv gelb, während das Cytoplasma ungefärbt bleibt, Sudan III und Alkannin färben dieselben rot. Naphtholblau färbt das Fett der Bakterien tiefblau, in Methylenblau werden die Tropfen nicht gefärbt, sie heben sich aber damit scharf von dem blauen Cytoplasma ab.

Von A. Meyer und seinen Schülern wurden Fette nachgewiesen bei folgenden Arten: *Bacillus graveolens*, *B. mycoides*, *B. Petasites*, *B. ruminatus*, *B. tumescens*, *B. megatherium*, *B. silvaticus*, *B. ellenbachensis*, *B. lactis*, *B. lacticola*, *B. robur*, *B. tuberculosis* und *Spirillum giganteum*.

Das bisher geschilderte Vorkommen von Fett in der Bakterienzelle bezieht sich auf Reservefett, das in Form von Tröpfchen im Plasma abgelagert ist. Es wäre noch sehr wichtig zu untersuchen, ob Fett auch in anderer Form in der Bakterienzelle vorkommt. Namentlich vom Tuberkelbacillus wurde häufig angenommen, daß Fett in der Membran eingelagert ist, oder daß solches von der Membran ausgeschieden wird. Exakte Untersuchungen, die ein solches Vorkommen von Fett beweisen würden liegen aber bisher nicht vor. Auch beim Tuberkelbacillus wurde Fett in Form von Tröpfchen im Inneren der Zelle nachgewiesen, ob es außerdem in anderer Form vorhanden ist, müßten genauere Untersuchungen ergeben.

Reserveeiweiß (Volutin)

Eine wichtige Rolle als Reservestoff spielen bei Bakterien die Eiweißverbindungen. Dieselben finden sich in Form von Körnchen oder Tröpfchen im Cytoplasma abgelagert und wurden von älteren Beobachtern als „metachromatische Körnchen", von A. MEYER als „Volutin" bezeichnet. Der etwas ungewöhnliche Name Volutin gründet sich darauf, daß das Reserveeiweiß zuerst bei *Spirillum volutans* genauer untersucht wurde. Da zuerst von A. MEYER und seinen Schülern in wirklich exakter Weise umfassende Untersuchungen über das Reserveeiweiß angestellt wurden, und die älteren, unter anderen Namen angeführten Befunde meist nicht nachgeprüft werden können, dürfte es sich empfehlen, für das Reserveeiweiß der Bakterien den Namen „Volutin" beizubehalten, wobei zu berücksichtigen ist, daß dieses Volutin nicht in allen Fällen die gleiche chemische Zusammensetzung haben muß.

Besonders durch die Untersuchungen von GRIMME (1902) wurden folgende Eigenschaften des Volutins festgestellt: Es findet sich in der Bakterienzelle in Form kleiner, farbloser Tröpfchen, welche etwas stärker lichtbrechend sind als das Protoplasma, aber schwächer als die Fetttropfen. Durch Zerdrücken von Bakterien konnte GRIMME nachweisen, daß die Volutinmassen keine festen Körner bilden, sondern mehr oder weniger konsistente, zähflüssige Tropfen. Dieselben finden sich meist unregelmäßig verteilt im Protoplasma, sie können innerhalb einer Zelle annähernd gleiche, aber auch sehr verschiedene Größe haben, sind aber gewöhnlich kleiner als der Zellendurchmesser.

Eine besondere Erwähnung verdienen noch die sogenannten „Polkörner". Bei vielen Bakterienformen finden sich an den beiden Polen Körnchen oder auch weniger scharf begrenzte Stellen, die besonders stark Farbstoffe speichern und die eine gewisse Ähnlichkeit mit den Volutinkörnern erkennen lassen. Genauere umfassende Untersuchungen über die Eigenschaften dieser Polkörner fehlen bisher, es ist anzunehmen, daß es sich um dichtere Plasmamassen handelt, ob sie mit dem Volutin identisch sind, ist noch fraglich. Für die Diagnose der Bakterien spielen diese Polkörner eine große Rolle, namentlich bei gefürchteten Krankheiten wie Pest, Diphtherie und Typhus sind sie für die Erkennung der Krankheitserreger von großer Bedeutung.

Die Volutinkörnchen der Bakterien sind in Wasser löslich. In abgetöteten Bakterien verschwinden sie in kaltem Wasser in 2—3 Tagen, bei 80 Grad lösen sie sich schon in 5 Minuten, in kochendem Wasser noch schneller. Alkohol macht das Volutin schwer löslich, Formalin härtet dasselbe so weit, daß es wasserunlöslich wird. Eine ähnliche Fixierung erfolgt auch durch konzentrierte Prikrinsäurelösung. Gelöst wird das Volutin in verdünnten Säuren und Alkalien, ferner in Eau de Javelle, unlöslich ist es in Alkohol, Chloroform und Äther.

Verdünntes Methylenblau färbt die Volutinkörner blau und verursacht an lebendem Material eine Quellung derselben. Färbt man die ganze Bakterienzelle stärker mit Methylenblau, so entfärbt sich nach Zusatz von einprozentiger Schwefelsäure der ganze Protoplast, nur die Volutinkörner bleiben dunkelblau. Ähnliche Ergebnisse erhält man mit Karbolfuchsin. Färbt man durch Antrocknen fixiertes Bakterienmaterial mit Methylenblau und gibt nach Absaugen der Farblösung Jodjodkalium

zu, so färbt sich das Protoplasma braun, das Volutin schwarz. Setzt man zu dem Präparat nach Entfernen des Jodjodkaliums fünfprozentige Sodalösung zu, so verblaßt alles bis auf das Volutin, das sich nur langsam entfärbt und zuletzt auflöst. Eine wässerige Lösung von Rutheniumrot färbt das Volutin intensiv rot.

Die genaue chemische Zusammensetzung der Volutinkörner konnte bisher nicht festgestellt werden. Nach A. Meyer (1904) besteht es wahrscheinlich aus einer Nukleinsäureverbindung, ist aber kein Nukleoproteid. Die Volutinkörner in der Bakterienzelle sind sicher als Reservestoffe anzusehen. Beim Wachstum der Bakterien nimmt der Volutingehalt im Plasma zu bis zur beginnenden Sporenbildung, dann verschwindet es wieder, da es zum Aufbau der Spore verbraucht wird.

Nach den Untersuchungen Meyers (1904) finden sich den Volutinkörnern der Bakterien ähnliche Gebilde sehr häufig bei den Pilzen, auch bei Algen wurden sie beobachtet, bei den höheren Pflanzen scheinen sie dagegen zu fehlen.

Farbstoffe

Sehr viele Bakterien bilden mehr oder weniger intensive Farbstoffe. In den meisten Fällen ist bei mikroskopischer Betrachtung eine Färbung der einzelnen Individuen nicht festzustellen, die aus einer Ansammlung von sehr vielen Einzelzellen bestehenden Kolonien lassen die Farbe aber deutlich hervortreten. Wir unterscheiden bei Farbstoffbakterien zwei große Gruppen, die chromoparen und die chromogenen Formen. Die chromogenen Bakterien, die den Farbstoff in die umgebende Nährlösung ausscheiden, während die Bakterienzellen selbst nicht gefärbt sind, interessieren hier weniger, da die Farbstoffe lediglich als Stoffwechselprodukte aufzufassen sind und keinen eigentlichen Bestandteil der Zelle bilden.

Die chromoparen Bakterien scheiden keinen löslichen Farbstoff in die Umgebung aus, bei ihnen ist der Farbstoff an die Zelle gebunden. Genaue Untersuchungen über die Verteilung des Farbstoffes in der Zelle liegen bisher nicht vor. Es scheint meist das Plasma, zuweilen auch der Vakuoleninhalt gefärbt zu sein. Ob in der Membran größere Mengen Farbstoff eingelagert sind, konnte bisher nicht festgestellt werden.

Die roten und gelben Bakterienfarbstoffe sind meist wasserunlöslich, löslich dagegen in Alkohol, Äther, Schwefelkohlenstoff, Benzol und Chloroform. Manche Bakterienfarbstoffe zeigen ein ähnliches Verhalten wie das Karotin höherer Pflanzen. Die gelben, roten und orangenen Bakterienfarbstoffe werden durch Schwefelsäure blaugrün, durch Laugen rot gefärbt. Der bekannte tiefrote Farbstoff von *Bacterium prodigiosum*, von Lehmann und Neumann als Prodigiosin bezeichnet, ist in Alkohol mit granatroter Farbe löslich, Kalilauge färbt ihn gelb, verdünnte Säure violett, konzentrierte Schwefelsäure braunrot. Der schön veilchenblaue Farbstoff von *Bacterium violaceum*, einem überall im Wasser verbreiteten Organismus, ist wasserunlöslich, löslich dagegen in Äther, Benzol und Chloroform.

Die Frage, ob den Farbstoffen der chromoparen Bakterien eine biologische Bedeutung zukommt, ist bisher unentschieden. Shibata (1912) zeigte, daß verschiedene Farbstoffe fähig sind, Sauerstoff locker zu binden.

Ob hierin wirklich ein biologisch bedeutungsvoller Faktor zu erblicken ist, erscheint aber zweifelhaft. Sehr wesentlich ist, daß die Bildung der Farbstoffe in allen Fällen sehr weitgehend von äußeren Einflüssen abhängig ist. Durch Veränderung der Außenbedingungen kann die Farbstoffbildung wesentlich beeinflußt bezw. ganz aufgehoben werden. Auch unter konstanten Außenbedingungen treten sehr häufig Mutationen auf, die abweichende Färbungen zeigen oder denen die Farbe ganz fehlt.

Zellteilung

Die Zellteilung der Bakterien stellt einen scheinbar recht einfachen Vorgang dar. In einer ausgewachsenen, teilungsfähigen Zelle tritt senkrecht zur Längsachse eine Querwand auf und die Mutterzelle zerfällt in zwei Teile, die, zu normaler Größe herangewachsen, von neuem teilungsfähig sind. Bei manchen Kugelbakterien sind statt einer zwei oder mehrere Teilungsebenen vorhanden, aus einer Zelle entstehen dann gleichzeitig vier oder mehrere Tochterzellen. Die ungeheure Geschwindigkeit, mit der die Zellteilung vor sich geht, sei hier nur kurz angedeutet. Könnte sich z. B. ein Colibacillus von ungefähr 1 μ Länge und 0,5 μ Breite unter optimalen Bedingungen ungehindert weiter vermehren, so würde die aus dem einen Stäbchen entstandene Bakterienmasse in weniger als acht Tagen das Volumen der Erde übertreffen.

Die Teilungsvorgänge, die bei oberflächlicher Betrachtung sehr einfach erscheinen, sind natürlich sehr komplizierte Erscheinungen, die sich vielleicht am besten im Vergleich zur Teilung der Zellen höherer Pflanzen besprechen lassen.

Über die Zellteilung höherer Pflanzen besteht heute eine sehr umfangreiche Literatur, über die Teilung der Bakterien, die bei der sehr geringen Größe der Objekte natürlich viel schwieriger zu beobachten ist, ist noch verhältnismäßig wenig bekannt. Bei höheren Organismen sehen wir als erstes Stadium der Zellteilung gewöhnlich eine Kernteilung vorausgehen. Ob bei den Bakterien ein analoger Vorgang zu beobachten ist, ist zunächst noch sehr zweifelhaft. Die Zellkernfrage bei den Bakterien ist noch keineswegs gelöst, es ist fraglich, ob dieselben überhaupt echte Zellkerne besitzen. Eine Kernteilung vor der Zellteilung wurde jedenfalls bisher niemals einwandfrei beobachtet.

Das einzige bisher sicher beobachtete Anzeichen einer beginnenden Zellteilung ist das Auftreten einer Querwand. Bei manchen Bakterienformen ist vor der beginnenden Querwandbildung eine Längsstreckung der Zellen über die normale Durchschnittsgröße zu beobachten, bei vielen Formen beginnt die Querwandbildung aber auch in Zellen von normaler Größe.

Die näheren Einzelheiten der Wandbildung beschreibt MIGULA (System d. Bakt., Bd. I, S. 141) von *Bacillus oxalaticus* wie folgt: „Im Centrum des Stäbchens tritt eine große Vakuole auf, die das anfangs homogene Plasma an die Wand drängt. In dem zurückgedrängten Plasma treten später größere, ihren Eigenschaften nach dem Chromatin ähnliche Körnchen auf, deren nähere Bedeutung bisher unbekannt ist. Allmählich bildet sich gewöhnlich in der Mitte der Zelle eine ringförmige Plasmaanhäufung, welche rasch nach dem Inneren zu wächst und schließlich als Scheibe die centrale Vakuole in zwei Hälften teilt. Auch die

chromatinartigen Körnchen treten teilweise in diese Plasmascheibe oder Plasmabrücke über. Nach einiger Zeit bemerkt man dann von der Zellwand her leichte Vorsprünge in die Plasmascheibe eindringen, welche als eine ringförmige Neubildung von Membran zu deuten sind. Dieselben rücken allmählich immer weiter vor, bis sie im Inneren zusammenschließen und die neue Scheidewand zwischen den beiden Zellen darstellen".

Ob diese vorstehenden von MIGULA an dem verhältnismäßig sehr großen *B. oxalaticus* gemachten Beobachtungen auch allgemein für andere Bakterienformen zutreffen, läßt sich nicht sagen. In den meisten Fällen kann man auch mit den besten optischen Hilfsmitteln lediglich das Auftreten einer Querwand feststellen.

In allen Fällen bildet sich bei langgestreckten Bakterienformen die Querwand senkrecht zur Längsachse. Bei Kugelbakterien ist die Lage der entstehenden Wand scheinbar beliebig und nicht vorherbestimmt. Entstehen zwei oder mehrere Teilungsebenen, so stehen dieselben senkrecht aufeinander. Nach erfolgter Ausbildung der Trennungswand spaltet sich dieselbe in zwei Teile, jede Hälfte bildet die Begrenzung der Trennungsstelle der neu entstandenen Individuen. In den meisten Fällen bleiben die Trennungswände nicht gerade und senkrecht zu den Längswänden, sondern sie wölben sich mehr oder weniger stark vor, so daß die beiden Tochterzellen sich manchmal noch vor der vollständigen Trennung nur noch an einem Punkte berühren. In seltenen Fällen ist vor der Ausbildung der Querwand an der Trennungsstelle eine mehr oder weniger deutliche Einschnürung der Mutterzelle zu beobachten.

In einzelnen Fällen wurden von dem oben angegebenen Modus wesentlich abweichende Zellteilungen beschrieben, so z. B. von ZOPF (1885) bei *Bacterium merismopedioides* und von METSCHNIKOFF (1888) für *Pasteuria ramosa*. Die Beschreibungen genügen aber nicht mehr den heutigen Anforderungen der Wissenschaft, so daß ihnen eine wesentliche Bedeutung nicht beigelegt werden kann.

Fortpflanzungsorgane

Wie bekannt vermehren sich die Bakterien in der Hauptsache durch einfache Teilung der Zellen. Da fast alle bisher genauer untersuchten Organismen besondere Fortpflanzungsorgane besitzen, lag der Gedanke nahe, auch bei den Bakterien nach solchen zu suchen. Verhältnismäßig auffällig und daher schon länger bekannt sind die sogenannten Endosporen, die von manchen Bakterienformen gebildet werden und die als Dauerformen eine besondere biologische Rolle spielen. Als Fortpflanzungsorgane wurden ferner angegeben Gonidien und Arthrosporen. Eine Gonidienbildung ähnlich wie bei manchen Algen und Pilzen ist einwandfrei zu beobachten bei größeren Organismen wie *Crenothrix polyspora*, *Clonothrix fusca* und anderen Scheidenbakterien, diese Organismen sind aber nicht zu den Bakterien im engeren Sinne zu rechnen. Die Angaben über Arthrosporen sind zum Teil recht unklar und bedürfen jedenfalls noch eingehender Nachprüfungen.

In neuester Zeit wurden umfassende Untersuchungen über die Fortpflanzung der Bakterien von dem bekannten Bakteriologen LÖHNIS (1921) ausgeführt. Er unterscheidet als Fortpflanzungsorgane: 1. Gonidien, 2. Fortpflanzungskörper (regenerative bodies), 3. Endosporen und 4. Arthro-

sporen und Microcysten. Da von seinen Arbeiten bisher nur der 1. Teil (Literaturübersicht) vorliegt, kann auf die Untersuchungen nicht näher eingegangen werden, es unterliegt aber keinem Zweifel, daß seine Arbeiten einen wesentlichen Fortschritt in der Kenntnis der Entwicklungsgeschichte der Bakterien bringen werden.

Endosporen

Viele Bakterien bilden unter gewissen Außenbedingungen im Inneren der Zelle entstehende, stark lichtbrechende, ovale oder kugelrunde Gebilde, die Endosporen. Diese Sporen, die als Dauerzustände der kurzlebigen und leicht zerstörbaren Bakterien anzusehen sind, haben wegen ihres bedeutenden Widerstandes gegen äußere Einflüsse eine sehr wesentliche biologische Bedeutung. Sie wurden zum ersten Male beschrieben von PETRY (1852). Dieser untersuchte einen als *Sporonema gracile* bezeichneten Organismus. Seine heute nicht mehr ganz einwandfreien Beschreibungen und Abbildungen lassen erkennen, daß er zweifellos Bakteriensporen gesehen und abgebildet hat. Ein Auskeimen der Sporen hat PETRY nicht beobachtet. In weiten Kreisen bekannt sind die Untersuchungen von PASTEUR, der 1865 an einem für Seidenraupen pathogenen Bazillus Sporen beobachtete und ihre hohe Widerstandsfähigkeit richtig erkannte. Auch PASTEUR hat die Entstehung und das Auskeimen der Sporen nicht näher verfolgt, seine Vorstellung von der Morphologie dieser Gebilde entspricht nicht unserer heutigen Auffassung.

Eine in der Hauptsache unseren heutigen Kenntnissen entsprechende Beschreibung und Abbildung von Bakteriensporen wird zum ersten Male im Jahre 1876 von COHN veröffentlicht. Er weist die hohe Widerstandsfähigkeit der Sporen des Heubazillus gegen Erhitzen einwandfrei nach und beobachtet richtig die Entstehung der Sporen. Er sieht, wie die Stäbchen zu Fäden auswachsen und beschreibt die Sporenbildung wie folgt: „In dem homogenen Inhalt der Fäden treten stark lichtbrechende Körperchen auf, aus jedem dieser Körperchen entsteht eine oblonge oder kurz cylindrische, stark lichtbrechende dunkelcontourierte Spore. In den Fäden findet man daher die Sporen in einfachen Reihen geordnet.“ Weiter gibt er an: „Die entstandenen Sporen waren keimfähig, sie schwollen etwas an und trieben an einem Ende einen kurzen Keimschlauch. Der stark lichtbrechende Körper der Spore verschwand bald, der Keimschlauch glich dann einem Bazillenstäbchen, das sich in Bewegung setzte, durch Querteilung gliederte, dann fadenförmig verlängerte.“ In großen Zügen wäre damit das Wesen der Sporenbildung und Keimung geschildert.

Kurze Zeit später veröffentlichte ROBERT KOCH (1876) seine berühmte Arbeit über die Ätiologie des Milzbrandes, in der ebenfalls die Bildung und Keimung der Sporen richtig geschildert wurde. — Die ältere Literatur über die Sporenbildung, in der übrigens wesentlich Neues nicht berichtet wird, ist gut zusammengestellt und besprochen von MIGULA (1897). Neuere Untersuchungen über die Sporenbildung wurden ausgeführt von A. MEYER (1897, 1899), MIGULA (1898) und GRIMME (1902).

Die Sporenbildung bei *Bacillus asterosporus* verläuft nach A. MEYER wie folgt: Als erstes Stadium der Sporenbildung ist ein leichtes An-

schwellen des Bakterienstäbchens an einem Ende zu bemerken, und dieses in normalem Zustande flach gewölbte Ende des Stäbchens wird zu gleicher Zeit etwas zugespitzt. Innerhalb der angeschwollenen Stelle ist eine Vakuole mehr oder weniger deutlich zu erkennen. Ein stärker lichtbrechendes Körperchen (Zellkern?) ist manchmal innerhalb der Vakuole schon ohne Färbung zu erkennen. Der Inhalt der Vakuole wird hierauf dichter, er erscheint stärker lichtbrechend als das umgebende Cytoplasma. Die ganze Sporenanlage ist von einer hellen Zone umgeben und schließlich umgibt sich die in diesem Stadium noch hüllenlose Spore mit einer deutlichen Membran, die bei dem hier geschilderten *B. asterosporus* mit eigentümlichen Leisten versehen ist, während sie bei fast allen anderen Bakterien glatt bleibt. Die Spore kann schließlich durch Platzen der Membran der Mutterzelle frei werden, wobei sie anfangs meist noch von Cytoplasmaresten umgeben ist (s. Fig. 21).

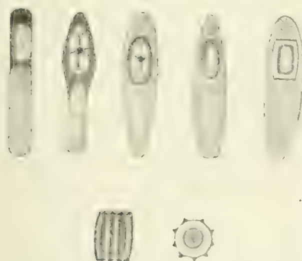


Fig. 21. Sporenentwicklung bei *Bac. asterosporus*. Unten fertige Spore, rechts im Querschnitt. (Nach A. MEYER.)



Fig. 22. Sporenbildung von *Bacillus amylobacter*, fixiert mit FLEMMINGscher Lösung. In den Sporenanlagen deutliche Kerne. Vergr. 2500. (Nach A. MEYER.)

Die fertige Spore hat zwei Hüllen, eine Intine und eine Exine. Die Exine von *B. asterosporus* ist in frischem Zustande etwas gelblich gefärbt, während die Intine farblos und schwach lichtbrechend ist. In der Spore liegt ein glattes, stark lichtbrechendes cylindrisches Körperchen, das bei der Keimung die Hüllen durchbricht. In verdünnter Fuchsinlösung färbt sich zunächst die Exine und erst nach längerer Zeit die Intine. Der Inhalt der Spore bleibt ungefärbt, wenigstens solange die äußere Sporenhülle unverletzt ist. In verdünnter Methylenblaulösung färben sich Intine und Exine gleichzeitig.

Die im Vorstehenden von *B. asterosporus* geschilderten Vorgänge der Sporenbildung dürften bei allen echten Bakterien entsprechend verlaufen (s. Fig. 22), bei manchen, von diesem normalen Typus wesentlich abweichenden Formen scheint noch ein anderer Modus der Sporenbildung vorzukommen.

Im Jahre 1902 beschrieb SCHAUDINN einen Organismus, den er im Darm der Küchenschabe gefunden hatte und den er als *Bacillus bütschlii* bezeichnet. Später beschäftigte sich auch A. MEYER (1903) mit diesem Organismus. *B. bütschlii* ist ein verhältnismäßig sehr großes Stäbchen, es wird über 20 μ lang und 4—6 μ breit. Nach SCHAUDINN wird hier die Sporenbildung eingeleitet durch das Anfangsstadium einer Zellteilung. Die Zellteilung wird jedoch nicht durchgeführt, sondern die im Entstehen begriffene Zellwand wird noch vor ihrer endgültigen Aus-

bildung wieder aufgelöst. In der Zelle vorhandene, nicht näher bestimmte Körnchen (Zellkerne, Volutin?) vermehren sich in diesem Entwicklungsstadium, wandern in der Zelle hin und her und nehmen schließlich „die Konfiguration eines geschlängelten Bandes an“, das sich von Pol zu Pol zieht. An den beiden Enden des Bandes bildet sich sodann eine dichte Ansammlung der Körperchen, von dem geschlängelten Band bleibt nur noch eine einfache Körnchenreihe übrig. Die Körnchenansammlungen an den beiden Enden des Bakterienstäbchens stellen die Sporenanlagen dar, die sich schließlich mit zwei Häuten (Intine und Exine) umgeben und somit zwei endständige Sporen darstellen (s. Fig. 19).



Fig. 23. *Bacillus anthracis.* Vegetative Stäbchen, Ketten und Fäden, links oben Sporenketten. Vergr. 1000.

Der eben geschilderten Art der Sporenbildung wird von manchen Autoren eine besondere Bedeutung beigemessen, es soll sich bei diesen Vorgängen um eine Art primitiver Sexualität handeln. Es hat den Anschein, als ob zwei junge, allerdings noch nicht vollkommen getrennte Zellen nach Auflösung der im Entstehen begriffenen Membran miteinander verschmelzen, was an gewisse Vorgänge bei manchen Pilzen und Algen erinnert. Ein abschließendes Urteil über die interessanten Erscheinungen läßt sich vorläufig noch nicht geben. Die geschilderte Art der Sporenbildung wurde bisher nur in wenigen Einzelfällen beobachtet, und auch diese wurden nicht so genau untersucht, daß sie etwa als Beweis für sexuelle Vorgänge bei der Sporenbildung dienen könnten. Ähnliche Angaben macht SCHUSSNIG (1920) für *Bacillus caviae.* Inwieweit auch bei anderen Bakterien analoge Vorgänge, wie bei dem in vieler Hinsicht von dem normalen Typus abweichenden *Bacillus bütschlii* und *B. caviae* vorkommen, ist bisher nicht bekannt, in den weitaus meisten Fällen verläuft bei echten Bakterien die Sporenbildung aber sicher wie in dem von *Bacillus asterosporus* geschilderten Beispiel.

Die Größe und Form der fertigen Sporen ist je nach der Bakterienart natürlich sehr verschieden. In frischem Material bilden sie in ungefärbtem Zustande stark lichtbrechende Körnchen, die eine gewisse Ähnlichkeit mit Öltröpfchen haben. Irgend eine Differenzierung der Sporen ist an frischem Material nicht zu beobachten. Die Oberfläche ist fast immer glatt, nur in sehr seltenen Fällen (z. B. *B. asterosporus*) durch Leisten oder Erhebungen anders gestaltet. Im allgemeinen ist die fertige Spore kleiner als die lebende Bakterienzelle, der Durchmesser der Spore übertrifft aber zuweilen etwas den der Mutterzelle, wodurch diese durch die Spore aufgetrieben wird. Bei stäbchenförmigen Bakterien liegt die Spore gewöhnlich in der Mitte des Stäbchens, oder sie ist einem Ende mehr oder weniger genähert. Nicht selten ist auch die sogenannte Trommelschlägerform, in diesem Falle sitzt die Spore

ganz am Ende des Stäbchens, das durch die Spore ziemlich bedeutend erweitert wird. Daß in einer Zelle zwei Sporen gebildet werden, kommt nur in seltenen Fällen vor.

Bei genauerer Untersuchung der Sporen (evtl. nach Kochen in Kalilauge) läßt sich erkennen, daß in allen Fällen zwei Hüllen vorhanden sind, eine äußere (Exine) und eine innere (Intine). Der in der Spore befindliche Protoplast muß aber noch eine dritte Hülle besitzen, die sich in der Spore zwar nicht sichtbar machen läßt, deren Vorhandensein aber bei der Keimung beobachtet werden kann. Bei der Keimung werden Intine und Exine gesprengt und abgeworfen, der neu entstehende Keimschlauch ist aber von einer besonderen Hülle umgeben.

Über die chemische Zusammensetzung der Sporenhäute ist noch wenig bekannt, auffällig ist aber ihre große Widerstandsfähigkeit gegen äußere Einflüsse. Bei gewöhnlicher Färbung der Bakterien mit Anilinfarben werden die Sporen nicht mitgefärbt, sie erscheinen als helle Stellen in dem gefärbten Bakterienleib. Wenn man die Bakterien in den Farblösungen zum Kochen erhitzt, dringt die Farbe auch in die Spore ein, wird aber bei der Entfärbung sehr lange zurückgehalten, da auch die Membran der abgetöteten Sporen sehr wenig durchlässig für Farbstoffe ist. In der geringen Durchlässigkeit der Membran liegt wohl auch zum Teil die große Widerstandsfähigkeit der Sporen gegen äußere Einflüsse begründet.

Keimung der Endosporen

Von wesentlichem Interesse ist die Keimung der Sporen. Daß die Bakteriensporen vor ihrer Keimung an eine bestimmte Ruhezeit gebunden sind, wie das bei den Samen vieler höherer Pflanzen der Fall ist, ist nicht bekannt. Die Sporen vieler Formen keimen unmittelbar nach ihrer Entstehung in demselben Nährmedium, in dem sie entstanden sind. Bei anderen Formen tritt eine Keimung nur ein, wenn man die Sporen auf einen frischen Nährboden bringt, eine biologisch wichtige Erscheinung, da ein Wachstum in alten verbrauchten Nährlösungen in vielen Fällen sehr unzweckmäßig sein würde. Von *Bacillus sporonema* wird angegeben, daß die Sporen nur auskeimen, wenn sie vorher ausgetrocknet waren.

Bei der Keimung der Sporen ist zunächst eine Vergrößerung des Volumens derselben zu beobachten, die durch Wasseraufnahme bedingt wird. Gleichzeitig mit dem Anschwellen der Sporen trübt sich der anfangs stark lichtbrechende Inhalt. Nach einiger Zeit reißt die Sporenhülle an einer Stelle auf, und zwar werden sowohl die Exine als auch die Intine gesprengt. Vor der Sprengung kann in einzelnen Fällen eine leichte Hervorwölbung der Häute beobachtet werden. Der Keimschlauch kann allmählich durch die Hüllen durchbrechen, zuweilen geschieht das auch sehr plötzlich und ruckweise. Die geplatzten Sporenhüllen verändern sich nicht weiter, sie sind abgestorben und haben für die weitere Entwicklung keine Bedeutung.

Bei kugelrunden Sporen scheint die Austrittsstelle des Keimschlauches ganz beliebig zu sein, langgestreckte Sporen keimen entweder an einem Polende (polare Keimung), oder seitlich ungefähr in der Mitte der Spore (äquatoriale Keimung). Als Beispiel sei erwähnt, daß der Heubacillus *(B. subtilis)* in der Regel äquatorial keimt, der Milzbrand-

bacillus dagegen polar. Die Art der Keimung kann als Unterscheidungsmerkmal der einzelnen Bakterienarten dienen, jedoch kommen bei den meisten Formen nicht selten Abweichungen von dem normalen Keimungstypus vor (s. Fig. 24—26).

Die Frage, ob bei den Sporen eine gewisse Stelle für den Austritt des Keimschlauches vorgebildet ist, ist noch unentschieden. Bei *B. bütschlii* soll ein Keimporus an einem Ende der Spore vorhanden sein, diese Beobachtung kann aber keineswegs für alle Bakterien verallgemeinert werden.

Der aus der Spore austretende Keimschlauch nimmt in kurzer Zeit die Form einer normalen Bakterienzelle an. Er ist von Anfang an mit einer vollständigen Membran umgeben, was darauf schließen läßt, daß



Fig. 24. Keimung des *Bacillus mycoides.* Vergr. 1000. (Nach HOLZMÜLLER.)



Fig. 25. Keimung des *Bacillus mycoides.* Vergr. 1000. (Nach HOLZMÜLLER.)



Fig. 26. Keimung des *Bacillus olfactorius.* Vergr. 1000. (Nach HOLZMÜLLER.)

bereits die ruhende Zelle innerhalb der Spore außer von der Intine und Exine noch von einer dritten Membran umgeben ist. Die unmittelbar aus den Sporen entstandenen Zellen gleichen nicht immer vollkommen älteren Exemplaren. Es wurde z. B. beobachtet, daß bei manchen Bakterienarten mit Geißeln die unmittelbar aus den Sporen entstehenden Stäbchen unbegeißelt sind, erst nach mehrmaliger Teilung tritt die normale Begeißelung auf. A. MEYER (1897) gibt für *B. asterosporus* an, daß die aus der Spore entstehenden Stäbchen zwar von Anfang an begeißelt sind, daß diese Geißeln aber dünner und kürzer sind als bei durch Teilung entstandenen Exemplaren, und daß erst nach mehrmaliger Teilung der Keimstäbchen die normale Begeißelung wiedererlangt wird.

Die Entstehung der Bakteriensporen ist in hohem Grade abhängig von Außenbedingungen. Vor allem sind es Temperatur, Sauerstoffdruck und Wassergehalt des Nährbodens, die auf die Sporenbildung einwirken. Vom Milzbrandbacillus z. B. ist bekannt, daß Sporenbildung nur bei Sauerstoffzutritt stattfindet, in sauerstofffreiem Raume werden unter sonst gleichen Bedingungen niemals Sporen gebildet. Andrerseits können viele anaerobe Bakterien nur bei völligem Sauerstoffabschluß Sporen erzeugen. Beim Milzbrandbacillus beträgt die minimalste Temperatur, bei der Sporen entstehen können, 12 Grad, obwohl unterhalb dieser Temperatur noch gutes Wachstum möglich ist.

Von großer Bedeutung wäre die Entscheidung der Frage, ob alle Bakterien fähig sind, Endosporen zu bilden, oder ob diese Fähigkeit nur

bestimmten Arten zukommt. Nach den jetzt üblichen Regeln der Bakteriologie werden die Bakterien ja unterschieden in sporenbildende und sporenlose Arten. Es ist allgemein bekannt, daß z. B. *Bacterium coli, typhi, prodigiosum, pyocyaneum* usw. niemals Sporen erzeugen, dagegen können solche fast in allen Kulturen beobachtet werden bei *Bacillus anthracis, subtilis, mesentericus, mycoides, tetani* usw. Die wiederholt einwandfrei bewiesene Tatsache, daß sporenbildende Bakterien unter gewissen äußeren Bedingungen das Sporenbildungsvermögen dauernd verlieren können, gibt aber sehr zu denken. Es liegt gar kein Grund vor anzunehmen, daß nicht andrerseits die bisher als sporenlos angesehenen Stämme unter gewissen Außenbedingungen solche bilden könnten. Die Untersuchungen über die Variabilität der Bakterien, die erst in neuester Zeit und nur von einzelnen Forschern ernstlich aufgenommen worden sind, dürften auch auf diesem Gebiete sehr wesentliche Aufschlüsse ergeben.

Arthrosporen und Exosporen

Als Arthrosporen bezeichnet man einfache Abschnürungen vegetativer Zellen, Exosporen entstehen ebenfalls durch Abschnürung von Zellstücken, die aber terminal stattfindet, zuweilen auch an besonderen Abzweigungen oder Ausstülpungen der vegetativen Zelle. In vielen Fällen bleibt es der Willkür des Autors überlassen, die betr. Fortpflanzungsorgane Arthrosporen oder Exosporen zu nennen, eine scharfe Trennung der beiden Gruppen ist nicht immer möglich.

Bei vielen Pilzen spielt die erwähnte Art der Sporenbildung eine bedeutende Rolle, sehr schwierig dagegen ist die Beurteilung dieser Fortpflanzungsorgane bei den Bakterien. Unter allen möglichen äußeren Einflüssen können Bakterienzellen in kleine Teilstücke zerfallen. Falls diese Teilstücke lebensfähig sind, zu einer vegetativen Zelle auswachsen und sich weiter vermehren können, müssen sie wohl als Arthrosporen oder Exosporen bezeichnet werden. Es ist aber bei der geringen Größe der Bakterien mit technischen Schwierigkeiten verbunden, die Entstehung der Sporen und die Weiterentwicklung der einzelnen Teilstücke einwandfrei zu verfolgen, auch ist oft schwer zu entscheiden, ob die Körperchen nicht einfach durch echte, normale Zellteilung entstanden sind, daß sie also ganz reguläre Bakterienzellen darstellen, die lediglich durch äußere Einflüsse ihre normale Größe nicht erreicht haben.

Dem heutigen Stande der Wissenschaft entsprechend streng durchgeführte Untersuchungen über die Bildung von Arthrosporen und Exosporen und über die Weiterentwicklung dieser Gebilde liegen bisher nicht vor. Es finden sich aber in der Literatur viele unabhängig voneinander entstandene Einzelberichte über Arthrosporen und Exosporen, daß als sicher angenommen werden kann, daß diese Art der Fortpflanzung bei den Bakterien eine größere Rolle spielt, als man bisher annahm.

Von bekannten älteren Autoren vertraten z. B. DE BARY (1884) und HUEPPE (1885) die Ansicht, daß bei Bakterien die erwähnten Sporen vorkommen. Fig. 27 u. 28 stellen die Bildung von „Arthrosporen“ (wohl besser als Exosporen zu bezeichnen) bei *Vibrio Cholerae* dar. Ähnliche Beobachtungen beschrieb KURTH (1883) bei *Bacillus Zopfii.* Später be-

schrieb MATZUSCHITA (1902) Arthrosporen bei einem „proteusartigen Luftbacillus". Er gibt an, daß die Stäbchen in kurze, nicht immer kugelrunde, unregelmäßig große Teilstücke zerfielen.

Mit dem Studium seiten- und endständiger Exosporen hat sich besonders MEIROWSKY (1914) beschäftigt. Er beobachtete vor allem beim Tuberkelbacillus, dann auch beim Leprabacillus, beim Erreger des Paratyphus B. und der GÄRTNERschen Enteritis, sowie bei verschiedenen Spirillen und Spirochäten meist seitlich auf kurzen Stielen der vegetativen Zelle aufsitzende, kugelige Gebilde, die er als „Knospen" bezeichnet.

Ob es sich bei diesen Gebilden um wichtige Fortpflanzungsorgane handelt, oder nur um Degenerationsformen, die evtl. zu weiterer Ent-

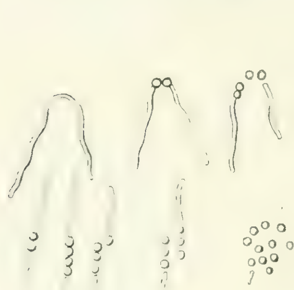


Fig. 27. Arthrosporen von Kommabazillen. (Nach HUEPPE.)



Fig. 28. Arthrosporen von Kommabazillen *(Cholera asiatica)*. (Nach HUEPPE.)

wicklung fähig sind, scheint mir noch nicht entschieden. Es müßten auf diesem Gebiete noch umfassende, exakte Untersuchungen ausgeführt werden. Es ist zu hoffen, daß vor allem die Untersuchungen von LOHNIS über den Entwicklungsgang der Bakterien wichtige Aufschlüsse über diese Frage ergeben werden.

Gonidien und Schwärmsporen

Als Gonidien bezeichnet man im allgemeinen Fortpflanzungskörper, die innerhalb einer Mutterzelle durch Abschnürung und Teilung des Inhalts entstehen. Es ist bei Bakterien nicht leicht, eine scharfe Abgrenzung von der Entstehungsweise der Arthrosporen zu finden. Als typisches Beispiel für die Bildung echter Gonidien seien die großen Wasserbakterien *Crenothrix polyspora* und *Clonothrix fusca* erwähnt. Die kettenförmig aneinandergereihten, von einer gemeinsamen Scheide umgebenen Einzelzellen können sich durch zwei oder mehr Ebenen teilen, die Teilstücke runden sich ab, treten aus der Mutterscheide heraus und werden vom Wasser verbreitet. Es kommt häufig vor, daß die Gonidien schon innerhalb der alten Scheide auskeimen. Sie bilden nach der Keimung wieder normale Zellen, die sich kettenförmig aneinanderreihen und von einer neuen Scheide umgeben werden.

Die Gonidien von *Crenothrix* und *Clonothrix* sind recht verschieden groß, je nachdem sich die Mutterzelle, aus der sie entstehen, ein oder mehrere Male teilt. Es kommt sogar vor, daß sich eine Zelle zur Spore abrundet, ohne sich vorher geteilt zu haben. Solche größere und kleinere Sporen findet man oft in demselben Mutterfaden. Es erscheint nicht angebracht, in vorliegendem Falle von Makrogonidien und Mikrogonidien zu sprechen, wie das verschiedene Autoren tun, da bisher keinerlei Verschiedenheit in der Entwicklung und Bedeutung der großen und kleinen Sporen nachgewiesen werden konnte. Die Gonidien sind unbeweglich, sie besitzen keinerlei Bewegungsorgane und können nur durch die Strömung des Wassers verbreitet werden.

Bei *Crenothrix* und *Clonothrix* werden außer den unbeweglichen Gonidien noch mit Geißeln versehene Schwärmsporen gebildet. Es können einzelne vegetative Zellen aus der Gallertscheide austreten, sie schwimmen im Wasser umher und setzen sich an einem festen Gegenstand fest. Hierauf entwickeln sie sich wieder zu normalen unbegeißelten Zellen, die sich mit einer Scheide umgeben. Ähnliche Fortpflanzungsorgane bildet der bekannte Wasserorganismus *Cladothrix dichotoma*. Bei dem Eisenbakterium *Leptothrix ochracea* scheinen die unbeweglichen Gonidien innerhalb der Scheide zu fehlen, dagegen lassen sich die Schwärmzellen in Kulturen sehr leicht erhalten.

Auch bei der zu den Schwefelbakterien gehörigen Gattung *Thiothrix* treten nach Winogradsky (1888) einzelne Zellen aus der Scheide aus, die als Gonidien bezeichnet werden können. Diese Gonidien haben keine Geißeln, können sich aber wie die Oscillarien durch Kriechen fortbewegen.

Die bisher angeführten Beispiele über Gonidien- und Schwärmsporenbildung beziehen sich auf verhältnismäßig große Wasserorganismen, die nicht zu den Bakterien im engeren Sinne gerechnet werden können. Wir können diese Erscheinungen keineswegs für echte Bakterien verallgemeinern. Erwähnt sei noch, daß der in der Literatur bei Besprechung der Fortpflanzungsorgane häufig erwähnte als „*Phragmidiothrix multiseptata*“ bezeichnete Organismus nach einer Abbildung von Engler (1882) ein typischer, sporenhaltiger *Crenothrix*-Faden ist.

Einer besonderen Erwähnung bedürfen die Ausführungen von Löhnis (1921) über die Gonidien als Fortpflanzungsorgane der Bakterien. Er gibt zunächst eine sehr ausführliche Zusammenstellung aus der Literatur über Fälle, in denen kleine Inhaltskörper der Bakterienzelle als Fortpflanzungskörper (Gonidien) beschrieben werden. Es handelt sich hierbei in den meisten Fällen um Erscheinungen, die nach den bisher herrschenden Anschauungen als Reservestoffe (Volutin, Fett usw.) gedeutet wurden, zuweilen auch als „körniger Zerfall“ des Zellinhaltes oder andere Absterbeerscheinungen.

Zusammenfassend gibt Löhnis über die Gonidien der Bakterien ungefähr folgende Beschreibung: Die Gonidien spielen eine wichtige Rolle für die Vermehrung und Fortpflanzung der Bakterien. Zwei bis vier oder mehr Gonidien können in einer Zelle gebildet werden. Sie können noch innerhalb der Mutterzelle zu wachsen beginnen, indem sie Anschwellungen oder Verzweigungen oder sogar neue vegetative Zellen innerhalb der alten Membran bilden. Sie können entweder selbständig die Zellwand durchbrechen oder sie gelangen durch Aufreißen oder Auf-

lösung der Membran ins Freie. Manchmal bleiben sie noch eine Zeitlang an der Mutterzelle haften vermittels eines verhältnismäßig langen Stieles.

Die meisten Bakteriengonidien, vielleicht auch alle, besitzen aktive Eigenbewegung, das Bewegungsorgan ist eine lange Geißel. Ihre Widerstandsfähigkeit gegen Erhitzen ist nicht viel größer als die vegetativer Zellen, sie sind aber widerstandsfähiger gegen andere äußere Einflüsse, besonders gegen Austrocknen. Das direkte Auswachsen der Gonidien in künstlichen Kulturen zu vegetativen Zellen ist schwer zu beobachten, wird aber von verschiedenen Bakterienformen beschrieben.

In älteren Kulturen beinahe aller Bakterienarten treten unter gewissen Bedingungen Riesenzellen auf, die meist als Involutionsformen angesehen werden. Es sind meist kugelig, schlauchförmig oder keulig aufgetriebene Gebilde, welche die Größe der vegetativen Zellen um ein Vielfaches übertreffen. LÖHNIS beschreibt diese Riesenzellen als „Gonidangien". In ihnen sollen sich zahlreiche Gonidien bilden. Die Beschreibungen, die bisher in der Literatur über die von LÖHNIS als Gonidien beschriebenen Gebilde vorliegen, genügen nicht, um einen wirklich sicheren Beweis für diese Vermehrungsart der Bakterien zu liefern. Nach LÖHNIS bilden sich solche Gonidien und Gonidangien auch bei Strahlenpilzen. Ich habe diese Formen lange Zeit genau untersucht. Ein körniger Zerfall des Plasmainhaltes der Strahlenpilzfäden ist leicht zu beobachten. Daß die einzelnen im Inneren der Fäden entstehenden Kügelchen weiter lebens- und vermehrungsfähig sind, konnte ich niemals beobachten. Sehr häufig sind bei allen Strahlenpilzen kugelige und keulige Anschwellungen der Fäden zu beobachten, die nach LÖHNIS als Gonidangien zu bezeichnen wären. Ich bin bei meinen Untersuchungen zu der Überzeugung gekommen, daß die Kugeln und Keulen, die den Durchmesser der vegetativen Fäden um ein Vielfaches übertreffen können, lediglich vegetative Fäden darstellen, die durch äußere Einflüsse in ihrem Längenwachstum gehindert wurden. Es läßt sich sehr genau beobachten, wie die Kugeln aus den Fäden entstehen, und wie sie unter anderen Außenbedingungen wieder zu normalen Fäden auswachsen. Einen sporenähnlichen Inhalt derselben habe ich nicht beobachten können (vgl. LIESKE 1921).

Diese an Strahlenpilzen gemachten Beobachtungen schließen aber keineswegs aus, daß die von LÖHNIS gegebenen Darstellungen über die Gonidien der Bakterien zutreffend sind. Seine Angaben gründen sich auf zahlreiche, meist unabhängig voneinander entstandene Berichte der Literatur. Eine zusammenfassende experimentelle Bearbeitung dieses Gebietes kann vielleicht sehr wesentliche, die ganzen Grundlagen der wissenschaftlichen Bakteriologie umgestaltende Ergebnisse hervorbringen.

Filtrierbare Vira

Es ist seit langem bekannt, daß die Erreger gewisser Krankheiten, die wie Bakterienkrankheiten übertragbar sind, filtriert werden können. Über die Natur dieser filtrierbaren Krankheitsstoffe sind verschiedene Meinungen verbreitet. Man kann einerseits annehmen, daß es sich um äußerst kleine Organismen handelt, deren Größe unterhalb der Beobachtungsmöglichkeit liegt, und die daher imstande sind, die engen Poren

der Filterkerzen zu passieren. Dieser Annahme stehen mancherlei Bedenken entgegen, auf die hier nicht näher eingegangen werden kann. Andrerseits wird angenommen, daß die betreffenden Krankheitserreger flüssige Gifte sind, die aber auf wenig erklärliche Weise viele Eigenschaften mit lebenden Mikroorganismen gemeinsam haben.

Durch solche filtrierbare Krankheitsstoffe hervorgerufen wird z. B. die Mosaikkrankheit von Tabak, Kartoffeln, Gurken usw., eine gefürchtete, sich in den letzten Jahren immer mehr ausdehnende Pflanzenkrankheit, die den Anbau der erwähnten Kulturpflanzen stark schädigen kann. Als Krankheiten bei Tieren seien nur erwähnt die Geflügelcholera und die Tollwut der Hunde, auch die jetzt so gefürchtete Grippe scheint hierher zu gehören. Es ist nun sehr interessant, die Ansicht von Löhnis über die filtrierbaren Krankheitserreger, die ganz neue Gesichtspunkte ergeben, zu erörtern. Er führt ungefähr folgendes aus:

Die Größe der Bakteriengonidien schwankt innerhalb sehr weiter Grenzen, namentlich dann, wenn sie innerhalb eines Gonidangiums entstanden sind. Bei kleineren Formen beträgt ihr Durchmesser ungefähr 0,1—0,3 μ. Eine mehr oder weniger große Zahl von Gonidien ist daher in der Lage, Bakterienfilter (Chamberland- und Berkefeldkerzen) zu passieren. Ein solches Filtrat, das von Bakterienzellen vollkommen frei ist, kann infolge der darin enthaltenen Gonidien dieselbe Wirkung haben wie die Bakterien selbst. Solche filtrierbaren Gonidien spielen in der Literatur als Krankheitserreger eine Rolle unter dem Namen: Filtrierbare Vira, infektiöse Granula oder sogenannte Chlamydozoen.

Im allgemeinen scheinen sich die filtrierbaren Gonidien als solche zu vermehren, aus den Gonidien entstehen also meist wieder Gonidien. Unter gewissen Bedingungen, besonders im Tierkörper, wurde aber eine Regeneration typischer vegetativer Zellen beobachtet. Auch das Plasma toter oder absterbender Tier- und Pflanzenzellen stellt einen günstigen Nährboden für die Regeneration vegetativer Bakterienzellen dar.

Die Ausführungen von Löhnis sind jedenfalls sehr interessant und geben wesentlich neue Gesichtspunkte für die Erforschung der filtrierbaren Krankheitserreger. Es ist wohl anzunehmen, daß nicht alle diese Erscheinungen auf die gleiche Weise zu erklären sind, daß die Erklärungen von Löhnis in einzelnen Fällen zutreffen, ist, soweit sich das aus den bisher vorliegenden Berichten ersehen läßt, durchaus wahrscheinlich.

Das symplastische Entwicklungsstadium der Bakterien

Im Jahre 1916 veröffentlichten Löhnis und Smith eine vorläufige Mitteilung über den Entwicklungsgang der Bakterien, in der zum ersten Male für die gesamte Entwicklung der Bakteriologie sehr wesentliche Ansichten ausgesprochen und durch exakte Untersuchungen belegt wurden. Löhnis war zu der Überzeugung gekommen, daß das, was wir gewöhnlich als Bakterienzelle ansehen, lediglich ein bestimmtes Entwicklungsstadium dieser Organismen darstellt. Er nimmt an, daß in dem Entwicklungscyklus der Bakterien ein Stadium besteht, in dem die bekannte, fest umgrenzte Zellnatur aufgehoben ist, und der Organismus

nur eine undifferenzierte, formlose, plasmaartige Masse darstellt. Aus dieser formlosen Masse sollen sich die regulären Bakterienzellen wieder regenerieren können.

In seiner ersten Arbeit gibt LÖHNIS über das Symplasma der Bakterien eine kurze zusammenfassende Beschreibung, die wegen ihrer Wichtigkeit für weitere Bakterienforschungen wörtlich angeführt sein soll: „All bacteria studied live alternately in an organized and in an amorphous stage. The latter has been called the „symplastic“ stage, because at this time the living matter previously inclosed in the separate cell undergoes a thorough mixing either by a complete disintegration of cell wall, as well as cell content, or by a „melting together“ of the content of many cells which leave their empty cell walls behind them. In the first case a readily stainable, in the latter case an unstainable, „symplasm“ is produced.

According to the different formation and quality of the symplasm the development of new individual cells from this stage follows various lines. In all cases at first „regenerative units“ become visible. These increase in size, turning into „regenerative bodies“ which later, either by germinating or by stretching, become cells of normal shape. In some cases the regenerative bodies also return temporarily into the symplastic stage.

The life cycle of each species of bacteria studied is composed of several subcycles showing wide morphological and physiological differences. They are connected with each other by the symplastic stage. The transformation of spore-free into spore-forming bacteria seems to be dependent on the conditions acting upon the symplasm and regenerative bodies.“

Daß Bakterien sich unter gewissen Außenbedingungen zu einer formlosen Masse auflösen können, ist jedem Bakteriologen eine bekannte Tatsache. In vielen künstlichen Kulturen läßt sich dieser Vorgang regelmäßig beobachten. Nach der bisherigen Auffassung mußte dieser Zerfall der Bakterien als Absterbeerscheinung aufgefaßt werden, die zurückbleibende schleimige Masse wurde als lebloses Zersetzungsprodukt angesehen. Der geschilderte Vorgang wurde in letzter Zeit häufig als „Autolyse“ beschrieben. Auch die bei vielen Bakterien beschriebene „Zooglöen-Bildung“ dürfte mit dieser Erscheinung identisch sein.

LÖHNIS (1921) bezeichnet das Auflösungsprodukt der Bakterien als „Symplasma“ und gibt eine sehr ausführliche Zusammenstellung aus der Literatur von Fällen, in denen die Entstehung und Weiterentwicklung des Symplasmas beschrieben wird. Es handelt sich meist um beiläufige Bemerkungen, denen seitens der Bakteriologen keine ernstliche Bedeutung beigemessen wurde. Auf Grund seiner eingehenden Literaturstudien und eigenen Untersuchungen kommt LÖHNIS zu folgenden Schlüssen:

Durch teilweise oder vollständige Auflösung vegetativer Bakterienzellen oder von Reproduktionsorganen wird eine plasmatische Masse, das Symplasma gebildet, das nach einer bestimmten Ruheperiode und abhängig von äußeren Einflüssen sich in neue Bakterienzellen der ursprünglichen Form oder auch von mehr oder weniger abweichender Gestalt umwandeln kann. Die Bildung des Symplasmas wurde bei vielen verschiedenen Bakterienarten sowohl in jungen als auch in alten Kulturen beobachtet, auch bei Fadenbakterien und Strahlenpilzen. Bei vielen

Infektionskrankheiten wird Symplasma im Inneren des Körpers gebildet. es verursacht zum Teil die Bildung der sogenannten hyalinen und amyloiden Substanz.

Die sogenannte Autolyse der Bakterien ist teilweise identisch mit der Bildung des Symplasmas. Die Auflösung der Zellen ist aber nicht gleichbedeutend mit dem Absterben der lebenden Substanz, und die Regeneration einer normalen Zelle aus dem Symplasma stellt keine Neubildung von Organismen aus toter Substanz dar (Heterogenesis).

Die Entstehung des Symplasmas der Bakterien verläuft in zwei Phasen. Zuerst ballen sich die Zellen zu kleineren und größeren Klumpen zusammen. Dann erst findet eine mehr oder weniger vollständige Auflösung der Zellen statt, es entsteht eine krümelige oder schleimige Masse, welche die Gestalt von Flocken, unregelmäßigen Klumpen oder runden Körpern annimmt, die zuweilen amöboide Bewegungen ausführen können. Bei der Auflösung der zusammengeballten Zellen bleiben die leeren Zellwände entweder als leichte Schatten, aber noch deutlich erkennbar, zurück, oder sie werden undeutlich, bilden ein mehr oder weniger homogenes Symplasma von körniger oder vollkommen hyaliner Struktur. Die Färbbarkeit des Symplasmas ist sehr verschieden, es besitzt eine ziemlich hohe Widerstandsfähigkeit gegen Säuren und Alkalien.

Die verschiedenen Typen des Symplasmas können bei ein und derselben Bakterienart vorkommen, eine Type kann in die andere übergehen. Das Vorhandensein oder Fehlen der amöboiden Bewegung ist kein Artmerkmal, auch nicht die gelegentlich vorkommende Einkapselung des Symplasmas. Sowohl alle Formen der vegetativen Zellen als auch die Fortpflanzungsorgane der Bakterien können in das symplastische Stadium übergehen.

Die Neubildung von vegetativen Zellen aus dem Bakteriensymplasma verläuft auf verschiedene Weise, je nach den inneren oder äußeren Bedingungen. Zuerst werden immer Regenerationsorgane (Gonidien) sichtbar, die entweder einzeln zu einer Zelle heranwachsen, oder sich zu mehreren zusammenlagern und mit einer gemeinsamen Membran umgeben, so daß sofort ausgewachsene Zellen entstehen. Gewöhnlich beginnt die Zellbildung am äußeren Rande der Symplasma-Klumpen, wobei sie sich zuweilen sternförmig gruppieren. Manchmal entstehen die Zellen auch gleichzeitig in der ganzen Symplasmamasse. Die neu entstehenden Zellen sind meist nicht gleichmäßig gestaltet, sie weichen mehr oder weniger voneinander ab. Zuweilen werden im Symplasma zuerst lange, schleimige, unregelmäßig begrenzte Fäden gebildet, die durch Zusammenziehung oder Segmentation normale Zellen bilden. Im allgemeinen wird das ganze Symplasma vollständig zu neuen Zellen umgebildet, zuweilen verdickt sich die äußere Schicht und umschließt die ganze Kolonie der neugebildeten Zellen (Macrocystenbildung).

Die vorstehenden Ausführungen von Löhnis sind außerordentlich interessant und von großer Bedeutung. Die geschilderten tatsächlichen Befunde sind allen Bakteriologen aus eigener Erfahrung bekannt. Sowohl die Auflösung der Bakterien als auch das Auftreten von gallertigen oder schleimigen Massen, in die Bakterienstäbchen oder Kokken eingelagert sind, lassen sich leicht beobachten. Sehr schwierig ist aber zu entscheiden, ob die Deutung dieser Befunde richtig ist. Bisher nahm man fast allgemein an, daß die sich auflösenden Bakterien abgestorben

sind, und die Bakterienzellen in den Schleimklumpen können durch rein mechanische Anlagerung erklärt werden. Es wird noch umfassende Arbeiten der Bakteriologen erfordern, um zu entscheiden, ob die Angaben von LOHNIS, für deren Richtigkeit allerdings schon viele Anhaltspunkte vorliegen, allgemein gültig sind. Die gesamte Bakteriologie würde damit in ein neues Stadium eintreten.

Die sexuelle Fortpflanzung

In den letzten Jahren hat sich immer mehr gezeigt, wie verbreitet die sexuelle Fortpflanzung bei allen Lebewesen ist. Bei vielen Organismen, die wir noch vor kurzer Zeit für geschlechtslos hielten, konnten sexuelle Vorgänge festgestellt werden. Von den Bakterien war bisher nur die ungeschlechtliche Vermehrung durch Teilung allgemein bekannt und anerkannt. Es wäre nun höchst auffällig, wenn eine so wichtige Organismengruppe, die eine ganz ungeheure Verbreitung in der Natur und eine erstaunliche Wachstumsintensität besitzt, im Gegensatz zu allen in dieser Hinsicht genauer untersuchten Lebewesen keinerlei Sexualität aufweisen würde.

Zum ersten Male wird auf eine Sexualität der Bakterien wohl von SCHAUDINN (1902) hingewiesen. Er stellte genauere Untersuchungen mit einem verhältnismäßig großen Organismus, dem *Bacillus bütschlii* an, und beobachtete, daß vor der Sporenbildung in der betreffenden Zelle oft eine Querwand gebildet wird, die aber vor der vollständigen Trennung der beiden Tochterzellen wieder aufgelöst wird. Er beschreibt den Vorgang wie folgt: „Wenn man ein grob granuliertes Stäbchen in einem Tröpfchen Darmsaft der Küchenschabe isoliert, so bemerkt man schon nach ungefähr 30 Minuten das Auftreten eines größeren glänzenden Kornes mit hellem radiärem Alveolenhofe im Centrum des Stäbchens. Genau so wie bei der Teilung des vegetativen Stadiums verbreitert sich dieses Körnchen und wächst in 20—40 Minuten zu einer quergelagerten Scheidewand aus, die sich am lebenden wie am gefärbten Objekt in nichts von der bei der Teilung auftretenden stärker lichtbrechenden und färbbaren Platte unterscheidet.

In diesem Stadium verweilt der Bacillus ungefähr 1—2 Stunden. Irgendwelche Veränderungen wurden während dieser Zeit im Inneren nicht wahrgenommen. Nach dieser Zeit wird ganz allmählich die stark lichtbrechende Scheidewand schwächer lichtbrechend und dünner, nach einer halben Stunde ist sie ganz verschwunden, der Bacillus sieht genau so aus wie vorher. Schließlich wird ein Stadium erreicht, in welchem die Querwand nur ganz zart als eine Reihe glänzender Körnchen wahrzunehmen ist. Letztere verlieren dann auch ihre regelmäßige Anordnung in einer Linie, und der Bacillus sieht genau so aus, wie vor seinem Teilungsversuch.“ Vor der Ausbildung der Spore läßt sich eine deutliche Plasmaströmung in der Zelle beobachten.

SCHAUDINN weist auf verschiedene andere Organismen hin, bei denen ebenfalls eben aus einer Zelle entstandene Tochterzellen wieder verschmelzen, und sieht darin den „höchsten Grad der Selbstbefruchtung“. Er sagt: „Als einen ähnlichen Vorgang fasse ich Teilung und darauf folgende Verschmelzung des Inhaltes von *Bacillus bütschlii* vor der Sporenbildung auf, und erblicke ebenso wie HERTWIG den Zweck dieser

primitivsten Art der Kopulation in Verbindung mit den Vorgängen der Sporenbildung in einer Reorganisation der durch anhaltende Teilung geschwächten vitalen Funktionen der Zelle.“

Zu den Ausführungen SCHAUDINNS ist besonders zu bemerken, daß *B. bütschlii* eine von den echten Bakterien in vieler Hinsicht abweichende Organismenform ist, seine Befunde können keineswegs für alle Bakterien verallgemeinert werden. Ob in den bei *B. bütschlii* beobachteten Vorgängen wirklich eine primitive Sexualität zu erblicken ist, müßte durch weitere Untersuchungen festgestellt werden.

Eine bisher ganz vereinzelt dastehende Auffassung von der sexuellen Fortpflanzung der Bakterien veröffentlichte ENDERLEIN (1921). Er untersuchte vor allem Reinkulturen des Cholerabacillus mit Hilfe des Ultramikroskopes und beschreibt seine Beobachtungen wie folgt: „Gewisse Erscheinungsformen der Bakterien, auf festen Nährboden ausgesät, erweisen sich als steril und erscheinen abgestorben, während die gleiche Form nach kurzer Passage in flüssigen Nährböden (z. B. Peptonwasser) völlig lebenskräftige Individuen ergeben.“ ENDERLEIN untersuchte auf festen Nährböden nicht anwachsendes Cholerematerial in Peptonwasserkulturen, die er in Zwischenräumen von 15 zu 15 Minuten untersuchte. „So wurde gewissermaßen ein morphologisches Kesseltreiben veranstaltet, das am 22. 2. 1915 mit der Entdeckung der männlichen (♂) und weiblichen (♀) Individuen und der Überzeugung endete, daß bei Bakterien wirklich geschlechtliche Fortpflanzung stattfindet.“ ENDERLEIN führt eine große Anzahl neuer Bezeichnungen ein, die männlichen Individuen nennt er z. B. Spermit, die weiblichen Oit. Bei seinen mit Cholerabacillen ausgeführten Untersuchungen sollen sich männliche Zellen gebildet haben, die er wie tierische Spermazellen mit einem Kopfdurchmesser von 0,25—0,35 μ beschreibt und abbildet. Die weiblichen Zellen sollen aus einer Cytoplasmakugel bestehen, „bei der das wandständige Mychomer (reduzierter Kern) ungewöhnlich stark über die Kugelfläche herausragt und so einen auffälligen warzenartigen Höcker auf dem Oit bildet“. Sogar der Vorgang der Befruchtung wird von E. beschrieben und abgebildet.

Daß die Ausführungen von ENDERLEIN sämtlich zutreffend sind, erscheint sehr zweifelhaft. Daß aber in seinen Beschreibungen, die von den z. Z. herrschenden Ansichten ganz wesentlich abweichen, manches Richtige enthalten ist, ist nicht ausgeschlossen. Die von ihm als Gameten beschriebenen Körperchen sind anscheinend Gonidien im Sinne von LÖHNIS, daß solche schwärmende Körperchen verschmelzen können, wird auch von LÖHNIS angegeben. Die Ausführungen von ENDERLEIN sind jedenfalls beachtlich und sollten zu eingehenden Nachprüfungen anregen.

Ganz wesentlich neue Gesichtspunkte über die Sexualität der Bakterien ergeben sich aus den neuesten Arbeiten von LÖHNIS (1921). Zunächst könnte man ja schon in der Symplasmabildung ganz allgemein eine Sexualität erblicken. Wenn eine Anzahl von Bakterienzellen sich zu einer formlosen Masse auflöst, und wenn aus dieser homogenen Masse sich später wieder Bakterienzellen regenerieren können, so könnte das sehr wohl als Sexualität angesehen werden.

Von besonderer Bedeutung sind die Angaben von LÖHNIS über die „Conjunction“ der Bakterien. Er weist zunächst auf eine Arbeit von FÖRSTER (1892) hin, der bei frisch gesammeltem Material von *Chromatium*

Okenii zuweilen eine „primitive Copulation“ bemerkte, indem einzelne Zellen cylindrische Verbindungsbrücken bildeten, die zwei, drei oder mehrere Zellen verbinden können. Eine Reihe ähnlicher, bisher wenig beachteter Literaturangaben ist von LÖHNIS zusammengestellt (siehe Fig. 29). Auch nach seinen eigenen Untersuchungen über Azotobakter finden sich häufig zwei oder mehrere Zellen durch Verbindungsbrücken vereinigt, und zwar meist in 2—3 Tage alten Kulturen. Er bezeichnet den Prozeß zum Unterschied von den etwas abweichenden Erscheinungen der Conjugation und Copulation als „Conjunction“. Die Befunde von FÖRSTER wurden in letzter Zeit unabhängig von LÖHNIS beschrieben



Fig. 29. Conjunktion von Bakterien nach Zeichnungen und Photographien verschiedener Autoren. Vergr. 1200.



Fig. 30. Verbindungsstadien von *Chromatium Okenii* und Spirillen. (Nach POTTHOFF.)

und erweitert von POTTHOFF (1921). Dieser fand sowohl bei *Chromatium Okenii* als auch bei verschiedenen Spirillen ebenfalls Verbindungsbrücken und veröffentlichte eine Reihe von Abbildungen der von ihm beobachteten Fälle (s. Fig. 30). Weitere Untersuchungen werden von ihm in Aussicht gestellt.

Die bisher über die Conjunction vorliegenden Untersuchungen lassen noch keine sichere Entscheidung der wichtigen Frage zu, ob es sich bei diesem Vorgange wirklich um Verschmelzung zweier Zellen, also um einen Sexualprozeß handelt. Die Wahrscheinlichkeit, daß bei Bakterien tatsächlich eine derartige Sexualität besteht, ist aber sehr groß, und es ist eine wichtige Aufgabe der Bakteriologie, diese für die gesamte Entwicklung dieser Wissenschaft äußerst bedeutungsvollen Erscheinungen an möglichst vielen Objekten genau zu untersuchen.

Die Eisenbakterien

Eine biologisch interessante Gruppe von Organismen stellen die sogenannten Eisenbakterien dar. Es handelt sich um Bakterien, die morphologisch recht verschieden sind, die wegen ihrer biologischen Eigenschaften aber als zusammengehörige Gruppe behandelt werden sollen.

Alle Eisenbakterien besitzen um den eigentlichen Zellkörper eine Gallert- oder Schleimhülle. Wegen der Fähigkeit, Eisen- bezw. Manganverbindungen in dieser Hülle zu speichern, sind diese im Wasser oft massenhaft auftretenden Organismen von großer praktischer Bedeutung und wurden schon wiederholt genauer untersucht. Von neueren Arbeiten seien die von MOLISCH (1910) und LIESKE (1918) erwähnt, in denen die ältere Literatur vollständig angeführt ist.

Das bei weitem verbreitetste und wichtigste Eisenbakterium ist *Leptothrix ochracea* KÜTZING. Überall in der Natur sind in eisenhaltigen Wässern die gelbgefärbten Gallertscheiden dieses Organismus in großen Massen zu finden. *Leptothrix ochracea* ist ein Stäbchenbakterium, die einzelnen Stäbchen reihen sich kettenförmig aneinander und sind von einer gemeinsamen Gallertscheide umgeben. Die einzelnen Stäbchen sind ungefähr 0,6—0,8 μ breit und 2—5 μ lang. Ganz junge Stäbchenketten lassen eine Scheide noch nicht erkennen, in eisenfreien Nährlösungen wird dieselbe nur äußerst dünn ausgebildet, in eisenhaltigen Nährlösungen und an allen natürlichen Standorten, an denen eine Massenvegetation von *Leptothrix* vorkommt, sind die Scheiden deutlich ausgebildet und durch Einlagerung von Eisen oder Mangan gelb bezw. braun gefärbt. Die Scheide kann durch Einlagerung der Metallsalze mehr als das Zehnfache ihrer ursprünglichen Dicke erreichen, sie kann den Durchmesser der Bakterienzellen um ein Vielfaches übertreffen. In der Natur wird die Hauptmasse der *Leptothrix*-Ablagerungen meist aus leeren Scheiden gebildet, aus dem inneren Hohlcylinder sind die Bakterienstäbchen ausgeschwärmt (s. Fig. 31).

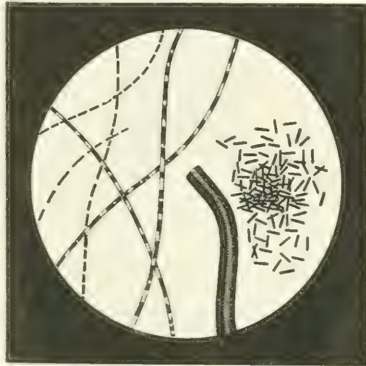


Fig. 31. Verschiedene Entwicklungsstadien von *Leptothrix ochracea*. Vergr. 1200.

Ähnlich wie *Leptothrix ochracea* ist die vielgenannte *Crenothrix polyspora* gebaut, ein Organismus, der sich im Gegensatz zu *Leptothrix* nur selten in freien Gewässern findet, sich aber namentlich in eisenhaltigen Wasserleitungen üppig entwickelt. Die Einzelzellen sind wesentlich größer als bei *Leptothrix*, in bezug auf die Speicherung von Metallverbindungen verhalten sich beide Organismen annähernd gleich. Ebenfalls in Wasserleitungen häufig gefunden wird *Clonothrix fusca*, ein Organismus, der sich von *Crenothrix* im wesentlichen durch seine falsche Verzweigung unterscheidet (s. Fig. 32). Die einzelnen *Clonothrix*-Zellen können wie bei *Leptothrix* und *Crenothrix* einzeln aus der Gallertscheide austreten und frei im Wasser umherschwimmen. Es ist für *Clonothrix* charakteristisch, daß diese Schwärmzellen sich häufig an die Scheiden älterer Fäden festsetzen und hier zu neuen Fäden auswachsen. Auf diese Weise entstehen vielfach verzweigte Fadenbüschel, die große, mit bloßem Auge sichtbare Flocken bilden können.

Der bekannte Wasserorganismus *Cladothrix dichotoma* steht *Clonothrix* morphologisch sehr nahe, bei genauem Studium der Literatur ergibt sich, daß beide häufig verwechselt wurden. *Cladothrix* speichert aber niemals merkliche Mengen von Eisen oder Mangan und unterscheidet sich dadurch scharf von *Clonothrix*. *Cladothrix dichotoma* kann nicht zu den Eisenbakterien gerechnet werden.

Einen von dem bisher beschriebenen Typus abweichenden Bau zeigen *Gallionella ferruginea* und *Spirophyllum ferrugineum* (s. Fig. 33).



Fig. 32. Verschiedene Entwicklungsstadien von *Clonothrix fusca*. Gezeichnet nach frischem Material aus der Dresdner Wasserleitung. Vergr. 1000.

Gallionella stellt lange, cylindrische Fäden dar, die zopfartig umeinandergewunden sind, *Spirophyllum* ist ein breiter, bandförmiger Organismus, der um die eigene Längsachse gedreht ist. Ein *Spirophyllum*-Faden hat

eine gewisse Ähnlichkeit mit einem gedrehten Baumwollhaar. Von ELLIS (1910) als *Nodofolium ferrugineum* beschriebene Eisenbakterien sind wohl nur eine Wachstumsform von *Spirophyllum*. Die vorerwähnten, morphologisch noch sehr unvollkommen untersuchten Organismen lassen eine Differenzierung in normale Bakterienzellen und eine umhüllende Gallertscheide nicht erkennen.

Von MOLISCH (1910) neu entdeckt wurde ein als *Siderocapsa* bezeichneter, kokkenförmiger, von einer Schleimhülle eingeschlossener Organismus, und *Chlamydothrix sideropous*, eine Form, die wie *Leptothrix ochracea* aus aneinandergereihten Stäbchenbakterien besteht. Die



Fig. 33. Links Fadenstück von *Gallionella ferruginea*, rechts von *Spirophyllum ferrugineum*. Vergr. 1000.

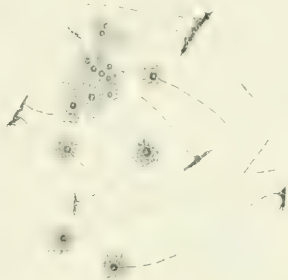


Fig. 34. *Chlamydothrix sideropous*, Haftscheiben und Stäbchenketten. Vergr. 400. (Nach MOLISCH.)

Stäbchen sind aber nicht von einer eisenspeichernden Gallerthülle eingeschlossen, sondern sie sind am Grunde an einer Gallertscheibe befestigt, die das Eisen ablagert (s. Fig. 34). *Siderocapsa* findet man an Wasserpflanzen sehr häufig, *Chlamydothrix sideropous* soll nach MOLISCH ebenfalls an Wasserpflanzen nicht selten vorkommen, ich fand diese Form nur einmal in großen Mengen in einem Wassergraben einer Moorwiese im Schwarzwald. Die gallertartige Haftscheibe dieses merkwürdigen Eisenbakteriums könnte nach LÖHNIS als Symplasma aufgefaßt werden. Nach den neuesten Gesichtspunkten der Bakteriologie wäre es durchaus nicht ausgeschlossen, daß *Leptothrix ochracea*, *Chlamydothrix sideropous*, *Siderocapsa*, *Gallionella*, *Spirophyllum* und *Nodofolium* lediglich Entwicklungsformen ein und desselben Organismus darstellen. Exakte Untersuchungen dürften auf diesem Gebiete interessante Resultate ergeben.

Die morphologisch recht verschiedenen Eisenbakterien haben gemeinsam, daß sie eine gallertige oder schleimige Substanz bilden, in der Eisensalze festgehalten und in Form von Oxydhydrat ausgeschieden werden. Das Volumen der Gallertsubstanz vergrößert sich durch die Einlagerung der Metallsalze sehr bedeutend. Fast alle Eisenbakterien können an Stelle von oder neben Eisensalzen auch Manganverbindungen speichern, zuweilen wird durch Manganspeicherung die Hülle wesentlich

dicker als bei Eisenspeicherung. Das Eisen wird wohl meist in Form von kohlensaurem Oxydul aufgenommen und wird in der Gallertscheide zu Oxydhydrat umgewandelt. Bei Mangan verläuft der Prozeß ähnlich, nur finden sich in den Scheiden die Oxydhydrate verschiedener Oxydationsstufen. Außerdem ist biologisch sehr wichtig, daß Eisenoxydulsalze durch den Luftsauerstoff sehr leicht oxydiert und ausgefällt werden, während das bei Manganoxydulverbindungen nicht der Fall ist. Die Oxydation der Manganoxydulverbindungen kann nur durch aktive Beteiligung des Organismus erklärt werden.

Über die biologische Bedeutung der Eisen- und Manganspeicherung sind verschiedene Ansichten verbreitet. Molisch gelang es zuerst, *Leptothrix ochracea* in Reinkultur zu erhalten. Er konnte zeigen, daß *Leptothrix* in technisch eisenfreien Nährlösungen gut wachsen kann ohne Eisen zu speichern, und schließt daraus, daß die Eisenspeicherung für die Eisenbakterien keine wesentliche biologische Bedeutung hat. In der Natur finden wir aber niemals eine Massenvegetation von Eisenbakterien, ohne starke Eisen- oder Manganspeicherung. Nach Lieske (1919) ist dagegen die Speicherung der Metallsalze für diese Organismen von wesentlicher ernährungsphysiologischer Bedeutung.

Die leeren Scheiden der Eisenbakterien spielen im praktischen Leben eine wesentliche Rolle. Von *Leptothrix ochracea* und *Gallionella* wird Eisen in solchen Massen abgelagert, daß dasselbe als Raseneisenerz ein wertvolles technisches Material liefert. Das im Wasser oft nur in sehr geringen Mengen gelöste Mangan wird namentlich in den Scheiden von *Clonothrix fusca* ausgefällt, es entsteht in manganhaltigem Wasser häufig eine Massenvegetation von *Clonothrix*, welche die praktische Verwertbarkeit desselben stark beeinträchtigt. Nach Untersuchungen von Beythien, Hempel und Kraft (1904) wurden in den Scheiden von *Crenothrix polyspora* 33,9 % Manganoxyd (Mn_2O_3) neben 14,4 % Eisenoxyd (Fe_2O_3) festgestellt. In den Scheiden der in der Dresdner Wasserleitung sehr häufigen *Clonothrix fusca* wurden 30,49—66,59 % Mangan (Mn_3O_4) festgestellt, während der Eisengehalt nur 5,85—8,94 % betrug. Das Verhältnis von Mangan zu Eisen sowie die absolute Menge der eingelagerten Metallverbindungen schwankt je nach der Zusammensetzung des Wassers in weitesten Grenzen. Das Eisen findet sich immer in Form von Oxydhydrat, während das Mangan in Form von Hydroxyden verschiedener Oxydationsstufen auftritt.

Durch Behandlung mit verdünnten Säuren kann man die Metallverbindungen aus den Bakterienscheiden herauslösen, es bleibt die ursprüngliche Gallertsubstanz mehr oder weniger deutlich zurück. Schon in ganz jungen Scheiden läßt sich das Eisen leicht durch die Berlinerblau-Reaktion nachweisen. Auch die lebenden Zellen enthalten nach Gicklhorn (1920) größere Mengen von Eisen.

Die Schwefelbakterien

Von biologischem Interesse und großer praktischer Bedeutung für den Kreislauf des Schwefels in der Natur ist das Vorkommen von elementarem Schwefel in der Bakterienzelle. Eine große Anzahl morphologisch recht verschiedenartiger Bakterien sind fähig, Schwefelwasserstoff zu oxydieren und den dabei gebildeten Schwefel im Inneren der Zelle

abzulagern. Der Schwefel kann dann weiter oxydiert und in Form von Schwefelsäure wieder ausgeschieden werden. Zuerst hat wohl WINOGRADSKY (1887) auf diese Vorgänge aufmerksam gemacht. Ein dem heutigen Stande der Wissenschaft entsprechender Beweis, daß diese chemischen Vorgänge den Schwefelbakterien als Energiequelle für die chemosynthetische Assimilation der Kohlensäure dienen können, wurde im Jahre 1912 von KEIL in Halle geliefert.

Die große Masse der Schwefelbakterien läßt sich am besten in drei biologische Gruppen einteilen, die farblosen, fadenförmigen Formen, die nichtfädigen, ungefärbten Formen und die roten Schwefelbakterien (Purpurbakterien). Als fadenbildende Schwefelbakterien sind weit verbreitet und allgemein bekannt die Gattungen *Beggiatoa* und *Thiothrix*. *Beggiatoa* bildet lange (bis 1 cm und mehr), aus einzelnen Zellen zusammengesetzte, cylindrische Fäden. Die häufigste Form, *B. alba* z. B. wird ungefähr 2,8—3 μ dick, die Länge der einzelnen Zellen schwankt zwischen 3—6 μ (s. Fig. 35). Eine außergewöhnliche Größe erreicht die zuerst im Schlamme der Kieler Bucht entdeckte *B. mirabilis*. Die einzelnen Zellen können bis 45 μ dick werden, ihre Länge beträgt ungefähr 20 μ. *Beggiatoa mirabilis* gleicht auffallend einer dicken *Oscillaria*, welcher nur der Farbstoff fehlt (s. Fig. 36).

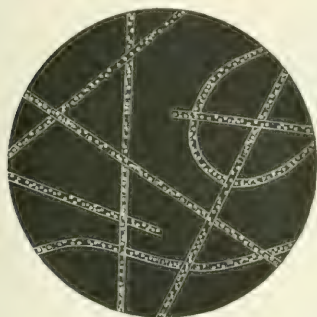


Fig. 35. *Beggiatoa*-Fäden aus Sumpfwasser. Die Zellen enthalten zahlreiche stark lichtbrechende Schwefelkörner. Vergr. 1500.



Fig. 36. *Beggiatoa mirabilis*. In den Zellen zahlreiche Schwefeltropfen. Vergr. 130. (Nach ENGLER.)

Im Inneren der Zellen von *Beggiatoa* lassen sich deutlich mehr oder weniger große Vakuolen, sowie oft sehr zahlreiche verschieden große, stark lichtbrechende Schwefelkörner nachweisen. Wesentlich für die Gattung ist, daß die Zellfäden lebhaft beweglich sind. Sie können seitliche Krümmungen ausführen und sind in der Lage, auf der Unterlage verhältnismäßig rasch vorwärts zu kriechen. Sie sind sicher nahe verwandt mit gewissen Blaualgen, von denen sie sich wesentlich nur durch das Fehlen des blaugrünen Farbstoffes unterscheiden.

Die Gattung *Thiothrix* unterscheidet sich von *Beggiatoa* hauptsächlich dadurch, daß die Fäden unbeweglich sind, sie sitzen mit einem Ende vermittels einer Haftscheibe dem Substrat auf. Die Querwände der einzelnen Zellen sind an frischem Material meist nicht zu erkennen, sie lassen sich aber durch Fixieren und Färben leicht sichtbar machen. Von den nichtfädigen Schwefelbakterien ist vor allem die von Hinze (1903) näher beschriebene Art *Thiophysa volutans* zu erwähnen, ein Organismus, der in Schwefelwasserstoff-haltigem Meerwasser gefunden wurde. Die Zellen haben kugelige Gestalt, sie besitzen einen Durchmesser von ungefähr 7—18 μ. Vor der Teilung schnüren sich die einzelnen Kugeln in der Mitte ein (s. Fig. 37).

Ein interessantes, bisher weniger bekanntes Schwefelbakterium ist die 1909 von West und Griffiths beschriebene *Hillhousia mirabilis*. Der Organismus bildet einzeln lebende Zellen, die bis ungefähr 60 μ

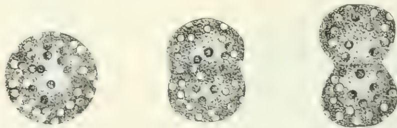


Fig. 37. *Thiophysa volutans.* Kugelige Zelle und Teilungsstadien mit großen Schwefeltropfen. Vergr. 1000. (Nach Hinze.)

lang und 26 μ breit werden. Die Vermehrung geschieht wie bei *Thiophysa* durch Teilung, der eine Einschnürung in der Mitte der Zelle vorangeht. Die Zellen sind peritrich begeißelt, die Zahl der Geißeln ist sehr groß (s. Fig. 38).

Im Inneren von *Hillhousia* befindet sich ein Netzwerk von Protoplasma, in dessen weiten Maschen große Schwefelkörner eingebettet sind. Nach West und Griffiths enthalten die Körner den Schwefel nicht in elementarer Form, sondern in lockerer Bindung mit Eiweißstoffen. Im Plasma finden sich ferner zahlreiche kleine Körnchen, die größtenteils aus Nucleo-Proteiden bestehen. Die Zellwand ist sehr widerstandsfähig gegen Reagentien, durch Behandlung mit fünfprozentiger Karbolsäure kann man nachweisen, daß sie aus verschiedenen Lamellen besteht. Die Vermehrung der Zellen geschieht verhältnismäßig langsam, eine Teilung dauert ungefähr 24 Stunden. *Hillhousia mirabilis* wurde von den Autoren an verschiedenen Stellen von England und Irland in Teichen und schlammigen Gewässern gefunden. Nach Bersa (1920) ist *Hillhousia* identisch mit *Achromatium* Schewiakoff und *Modderula* Frenzel. Geißeln sind nach seinen Beobachtungen nicht vorhanden.

Eine ernährungsphysiologisch besonders interessante Gruppe von Bakterien stellen die roten Schwefelbakterien dar. Sie werden meist als Purpurbakterien bezeichnet, wobei aber zu beachten ist, daß es eine andere Gruppe von Bakterien gibt, die ebenfalls im Lichte einen roten Farbstoff bilden, die aber niemals Schwefel in ihren Zellen ablagern. In bezug auf die Schwefelspeicherung verhalten sich die roten Schwefelbakterien ähnlich wie die farblosen. Es sind kugelige, stäbchenförmige oder spiralige Organismen, die in schwefelwasserstoffhaltigem Wasser,

aber nur im Lichte, vorkommen. Der bekannteste Vertreter dieser Gruppe ist *Spirillum volutans*, ein lebhaft bewegliches, großes *Spirillum*, das leicht in faulendem Sumpfwasser aufzufinden ist.

Die im Plasma aller Schwefelbakterien eingelagerten Schwefeltröpfchen sind als Stoffwechselprodukte aufzufassen. Kultiviert man Schwefelbakterien in schwefelwasserstofffreiem Wasser, so verschwinden die Körnchen nach kurzer Zeit, sie bilden sich wieder nach Zusatz von Schwefelwasserstoff. Die Zahl und Größe der einzelnen Körnchen ist sehr verschieden und vollkommen abhängig von den äußeren Lebensbedingungen. Genauer untersucht wurde die Natur der Körnchen zuerst von WINOGRADSKY (1887). Er wies zunächst nach, daß sich der Schwefel nicht in fester sondern in zähflüssiger Form in den Bakterienzellen vorfindet. Durch vorsichtiges Erwärmen der Bakterien auf 70 Grad können die einzelnen Schwefeltröpfchen zu größeren Massen zusammenfließen. Läßt man die Bakterien am Deckglas antrocknen, so lösen sich die Schwefeltropfen in absolutem Alkohol, in Kalilauge und in schwefligsaurem Natrium. Schwefelkohlenstoff löst die Tropfen leicht auf. Nach BÜTSCHLI (1896) soll der Schwefel auch in kochendem Wasser und in Glycerin löslich sein, doch bedürfen diese Angaben einer Nachprüfung.

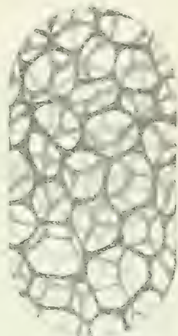


Fig. 38. *Hillhousia mirabilis*. Fixiert mit Formalin, das protoplasmatische Netzwerk mit den eingelagerten Schwefeltropfen erkennen lassend. Vergr. 1000. (Nach WEST und GRIFFITHS.)

Mit Osmiumsäure färben sich die Schwefeltröpfchen braun. Tötet man die Zellen durch Erhitzen oder durch Behandlung mit Pikrinsäure, so kristallisiert der Schwefel, oft außerhalb der Zellen, in Form dünner Täfelchen (monokline Prismen) oder dunkel gefärbter rhombischer Oktaeder aus.

Eine andere Gruppe von Schwefelbakterien speichert den Schwefel nicht im Inneren der Zellen, sondern scheidet denselben in die umgebende Nährlösung in Form von elementarem Schwefel ab. Diese gewöhnlich als Thiosulfatbakterien bezeichneten Organismen sind außerordentlich verbreitet. Sie finden sich in allen Gewässern, auch im Meere wurden sie nachgewiesen. Ferner waren sie in fast allen untersuchten Erdproben zahlreich vertreten. Es sind kleine, stäbchenförmige, bewegliche Bakterien, die für den Kreislauf des Schwefels in der Natur eine wesentliche Rolle spielen. Untersuchungen über diese Organismengruppe wurden zuletzt ausgeführt von TRAUTWEIN (1921), in seinem Berichte ist die gesamte ältere Literatur angeführt. In neuester Zeit beschrieb GICKLHORN (1921) das Vorkommen von kohlensaurem Kalk in gewissen roten Schwefelbakterien, BERSA (1920) ein solches bei *Achromatium* und verwandten Organismen.

Die Purpurbakterien

In Teichen, Sümpfen und auch im Meerwasser finden sich häufig auf dem schwefelwasserstoffhaltigen Grunde ausgedehnte pfirsich- oder purpurrote Ansammlungen von Mikroorganismen, die wir wegen ihrer auffälligen Farbe als Purpurbakterien bezeichnen. Solche Massen-

vegetationen von Purpurbakterien finden sich immer verhältnismäßig nahe an der Wasseroberfläche und nur an Stellen, die dem Lichte ausgesetzt sind. Es handelt sich bei dieser biologischen Organismengruppe um morphologisch recht verschiedene Bakterien, die den Besitz eines bestimmten Farbstoffes gemeinsam haben. Keineswegs alle rot gefärbten Bakterien können als Purpurbakterien bezeichnet werden, sondern nur solche, deren Farbstoff ganz bestimmte chemische und physikalische Eigenschaften aufweist.

Es sind zunächst zwei große Gruppen von Purpurbakterien zu unterscheiden, die schwefelfreien (*Athiorhodobacteriaceae*) und die schwefelspeichernden Formen (*Thiorhodobacteriaceae*). Über die schwefelfreien Purpurbakterien liegt eine sehr ausführliche Arbeit von Molisch (1907) vor, dem es gelang, eine Reihe dieser interessanten Organismen rein zu kultivieren, die gesamte ältere Literatur über Purpurbakterien ist in dieser Arbeit gut zusammengestellt. In neuerer Zeit wurden die Purpurbakterien eingehend von Buder (1919) untersucht.



Fig. 39. Großes Schwefelspirillum mit zahlreichen Schwefeltropfen. Gefunden in Wasser mit faulenden Pflanzenteilen. Vergr. 1000.

Die Purpurbakterien treten auf in Form von Kokken, Stäbchen und Spirillen. Das bekannteste schwefelfreie Purpurbakterium ist wohl *Spirillum rubrum*, ein Organismus, der ursprünglich aus dem Blute einer Maus isoliert wurde, und der jetzt in fast allen größeren Laboratorien in Reinkultur gehalten wird. Es handelt sich um ein typisches *Spirillum*, das sich in allen seinen Eigenschaften von den gewöhnlichen Spirillen nicht wesentlich unterscheidet, es bildet auch im Gegensatz zu anderen schwefelfreien Purpurbakterien seinen roten Farbstoff im Dunkeln. Von größerem Interesse sind die schwefelspeichernden Purpurbakterien. Aus dieser Gruppe wurde bisher am genauesten untersucht *Thiospirillum jenense*, ein sehr großes *Spirillum*, über das Buder im Jahre 1915 eine ausführliche Arbeit veröffentlichte. *Thiospirillum jenense* findet sich nicht selten in Teichen und Gräben mit schwefelwasserstoffhaltigem Wasser. Es kann bis 100 μ lang und 3,5 μ breit werden, gewöhnlich sind die Zellen 40—50 μ lang und 3 μ dick. Die Zahl und die Höhe der Schraubenwindungen variiert ziemlich stark, an einem Ende der Zelle befindet sich ein Geißelbüschel (s. Fig. 39).

Von großem Interesse sind die Beobachtungen Buders über die Polarität der Spirillen. Es zeigten sich wesentliche Unterschiede im Verhalten der beiden Polenden. Zunächst befindet sich das Geißelbüschel immer nur an einem Ende. Das den Geißelschopf tragende Ende ist nun weiter dadurch ausgezeichnet, daß es stärker zugespitzt ist als der andere Pol, auch fehlen am Geißelende immer die Schwefeltröpfchen.

Buder konnte ferner wichtige Unterschiede im physiologischen Verhalten der beiden Pole feststellen, auf die hier nicht näher eingegangen werden kann.

Der rote Farbstoff der Purpurbakterien ist nicht an bestimmte Inhaltskörper der Zelle gebunden. Es scheint das ganze Plasma gleichmäßig gefärbt zu sein. Das chemische und physikalische Verhalten des Farbstoffes wurde wiederholt genauer untersucht, eine genaue Zusammenstellung und Besprechung dieser Untersuchungen findet sich in der Arbeit von A. Meyer (1912) und Buder (1919). Der rote Farbstoff der Purpurbakterien ist unlöslich in Wasser, löslich dagegen in Alkohol und Äther. Genauere Untersuchungen ergaben, daß die erhaltene rote Lösung, das Bakteriopurpurin, aus zwei Komponenten zusammengesetzt ist. Der weitaus größte Teil besteht aus einem roten Farbstoff, dem Bakterioerythrin, daneben findet sich nach Molisch in geringer Menge ein grüner Farbstoff, das Bakteriochlorin.

Das Bakterioerythrin ist ein im Pflanzenreiche bisher anderweitig nicht aufgefundener Farbstoff. Er unterscheidet sich wesentlich von dem roten Farbstoff der Rotalgen (Phycoerythrin), ähnelt aber in vieler Beziehung dem Karotin, einem im Pflanzenreiche weit verbreiteten Farbstoffe. Das Bakterioerythrin gibt in einer Lösung von Äther-Alkohol genau wie das Karotin mit Baryumhydroxyd einen Niederschlag, in den alkoholischen Lösungen beider Farbstoffe entsteht eine Trübung durch Zusatz von Natronlauge, sie unterscheiden sich aber doch deutlich durch ihr spektroskopisches Verhalten. Über die Zusammensetzung des Bakteriochlorins ist bisher wenig bekannt, es unterscheidet sich aber sicher sehr wesentlich vom Chlorophyll.

Die schwefelspeichernden Purpurbakterien entwickeln sich in der Natur nur im Lichte. Auch in Kulturen sehen wir die roten Bakterienansammlungen immer nur an belichteten Stellen auftreten. Vor allem Engelmann (1888) lenkte das Interesse auf die Beziehungen der Purpurbakterien zum Lichte. Es wurden durch ihn zahlreiche physiologische Untersuchungen angeregt, auf die hier nicht näher eingegangen werden kann. Jedenfalls ist sicher, daß die ursprüngliche Vermutung, die Purpurbakterien könnten mit Hilfe des roten Farbstoffes im Lichte Kohlensäure assimilieren wie die grünen Pflanzen, nicht richtig ist. Die schwefelspeichernden Purpurbakterien scheinen die Lichtenergie tatsächlich zur Kohlensäureassimilation verwenden zu können, wie aus einer Arbeit von Skene hervorgeht. Der Assimilationsprozeß unterscheidet sich aber wesentlich von dem der grünen Pflanzen, da bei den Purpurbakterien die gleichzeitige Anwesenheit und Verarbeitung von Schwefelverbindungen für die Assimilation nötig ist. Welche Rolle das Licht und welche der Schwefel bei dem Assimilationsprozeß spielt, konnte bisher nicht nachgewiesen werden. Eine Sauerstoffausscheidung durch rote Schwefelbakterien im Lichte läßt sich in manchen Fällen nachweisen, in anderen wieder nicht. Vielleicht kann man sich den Vorgang so erklären, daß der bei der Kohlensäureassimilation mit Hilfe der Lichtenergie freiwerdende Sauerstoff zur Oxydation des Schwefelwasserstoffes zu Schwefel und Schwefelsäure verwendet wird, eine Annahme, deren genauere Untersuchung interessante Einzelheiten ergeben könnte.

Daß die schwefelfreien Purpurbakterien rein heterotroph leben können, hat zuerst MOLISCH mit Reinkulturen gezeigt. Welche Rolle der rote Farbstoff bei diesen Organismen spielt, läßt sich vorläufig nicht sagen. Es ist jedenfalls auffällig, daß bei vielen dieser Formen eine gute Entwicklung auch nur im Licht beobachtet wird.

Die Mycobakterien

Eine Gruppe von Mikroorganismen, die sich in mancher Hinsicht von den echten Bakterien unterscheiden, denselben aber doch sehr nahe stehen, verdienen wegen ihrer morphologischen Eigenschaften noch besonderer Erwähnung. Es sind Organismen, die zuerst LEHMANN und NEUMANN unter dem Namen „Mycobakterien" zusammengefaßt haben.



Fig. 40. Reinkultur von *Bacterium tuberculosis*. Verzweigte Fäden. Vergr. 1000. Nach MIGULA.)

In ihren morphologischen Eigenschaften verhalten sich die Mycobakterien im allgemeinen wie echte Bakterien, sie unterscheiden sich von diesen hauptsächlich dadurch, daß sie auf gewissen Nährböden nicht die üblichen, kurzen, stäbchenförmigen Zellen bilden, sondern lange, echt monopodial verzweigte Fäden. Diese Fäden sind bei manchen Formen sehr fest zusammenhängend, bei anderen zerfallen sie mehr oder weniger leicht in Stäbchen.

Der weitaus wichtigste Vertreter dieser Organismengruppe ist der Tuberkelbacillus. Der Krankheitserreger der Tuberkulose wächst meistens in Form langgestreckter, dünner, leicht gekrümmter Stäbchen. Unter gewissen Kulturbedingungen gelingt es aber, ein Wachstum in langen, echt monopodial verzweigten Fäden zu erzielen. Die Enden dieser Fäden können schlauchförmig oder keulig aufgetrieben erscheinen (siehe Fig. 40). In der freien Natur sind seit langem saprophytisch lebende Mycobakterien bekannt, die zuerst im Jahre 1898 von MOELLER näher beschrieben wurden. Später zeigte SÖHNGEN (1913), durch eine sehr bemerkenswerte Kulturmethode, daß die Mycobakterien in der Natur außerordentlich verbreitet sind. Er stellte fest, daß dieselben mit Petroleum oder Benzin als alleiniger Kohlenstoffquelle sehr gut gedeihen können, während andere Organismen unter diesen Bedingungen sich nur sehr schlecht oder gar nicht entwickeln. Mit dieser Methode lassen sich Mycobakterien sehr leicht nachweisen. In letzter Zeit wurde die Morphologie der Mycobakterien von VIERLING (1920) näher untersucht, in dessen Arbeit die ältere Literatur vollständig angeführt ist. Das morphologisch wichtigste Merkmal aller Mycobakterien ist, daß sie unter

bestimmten Kulturbedingungen lange, verzweigte Fäden bilden, und daß sie alle mehr oder weniger säurefest sind.

Den Mycobakterien nahe verwandt ist der Diphtheriebacillus, ferner zwei weniger bekannte Krankheitserreger, der Nekrosebacillus und der Xerosebacillus. Auch diese Organismen wachsen auf den gewöhnlichen Nährböden als Stäbchenbakterien, sie können aber, wenn auch schwieriger als die Mycobakterien, unter gewissen Kulturbedingungen ebenfalls echt verzweigte Fäden bilden. Die letzteren Formen wurden von LEHMANN und NEUMANN als Corynebakterien bezeichnet.

Morphologisch kommt den Corynebakterien und Mycobakterien insofern eine besondere Bedeutung zu, als sie einen lückenlosen Übergang von den echten Bakterien zu den Strahlenpilzen darstellen. Die Corynebakterien stehen den echten Bakterien näher, die Mycobakterien den Strahlenpilzen. Eine scharfe Grenze zwischen den einzelnen Gruppen läßt sich überhaupt nicht ziehen.

Pleomorphismus und Variabilität

Bei Untersuchungen über den Bau der Bakterien ist es von größter Bedeutung, in jedem einzelnen Falle festzustellen, welche Eigenschaften für den betreffenden Organismus spezifisch und unveränderlich sind, und welche nur vorübergehende, durch äußere Einflüsse veranlaßte Erscheinungen darstellen.

Als die Bakterien entdeckt und als Lebewesen erkannt worden waren, nahm man zunächst längere Zeit an, daß es sich nicht um bestimmte, fest umgrenzte Organismen handelte, sondern daß die verschiedenen Formen der niederen Lebewesen in weiten Grenzen ineinander übergehen könnten. Die Lehre vom Pleomorphismus beherrschte lange Zeit die Bakteriologie. Als es ROBERT KOCH und PASTEUR gelungen war, den Entwicklungsgang verschiedener Bakterien wissenschaftlich einwandfrei zu beobachten, galt die Lehre vom Pleomorphismus als widerlegt. Die Bakteriologie lehrt heute, daß aus einem Kokkus kein Stäbchenbacillus, und aus einem Heubacillus kein Milzbrandbacillus werden kann, wie man im Zeitalter des Pleomorphismus allgemein annahm.

Daß die einzelnen Bakterienformen unter gewissen äußeren Bedingungen von der normalen Gestalt wesentlich abweichende Wachstumsformen annehmen können, ließ sich sehr bald durch zahlreiche Untersuchungen nachweisen. Es können sehr wohl Kokken vorübergehend als Stäbchen wachsen und Stäbchen als Kokken, manche Bakterienzellen können Verzweigungen bilden, es können kugelig und keulig aufgetriebene Formen entstehen, bei allen Bakterien können abweichende Gestalten beobachtet werden, die äußerlich an die normalen Wachstumsformen erinnern. Alle diese Abweichungen, die in der Literatur in unübersehbarer Zahl meist als Involutionsformen oder teratologische Wuchsformen beschrieben sind, sind vererbungstheoretisch als Modifikationen aufzufassen. Es handelt sich um abweichende Formen, die durch irgendwelche bekannte oder unbekannte äußere Einflüsse verursacht werden. Das Wesentliche bei diesen Formabweichungen ist, daß sie gar nicht oder

nur wenige Generationen erblich sind, und daß durch geeignete Änderung der Kulturbedingungen die normale Wachstumsform wiederhergestellt werden kann.

Von größerem Interesse sind plötzlich, ohne erkennbare äußere Einflüsse entstehende, dauernd erbliche Veränderungen morphologischer oder physiologischer Eigenschaften der Bakterien. Daß solche überhaupt vorkommen können, wurde anfangs geleugnet, ist aber jetzt durch zahlreiche exakte Untersuchungen sicher bewiesen. Als leicht verständliches Beispiel sei nur die Farbenänderung der Bakterien erwähnt. Eine Bakterienart mit roten Kolonien kann plötzlich gelbe oder weiße Kolonien bilden, die dauernd konstant bleiben und sich nicht wieder in die alte rote Form überführen lassen. Vererbungstheoretisch müßten solche Veränderungen, die bei fast allen morphologischen und physiologischen Eigenschaften der Bakterien auftreten können, als Mutationen bezeichnet werden, wobei beachtet werden muß, daß wir unter „Mutation" bisher keinen exakt festgelegten Begriff verstehen. Plötzlich ohne erkennbare äußere Ursachen auf tretende dauernd erbliche Veränderungen können bei Bakterien ebenso wie bei anderen Organismen ganz verschiedener Natur sein. Wir wissen bei Bakterien noch nicht einmal bestimmt, ob die einzelne Bakterienzelle als homozygotisch anzusehen ist, nach den bisher herrschenden Anschauungen war das wahrscheinlich, auf Grund der neuesten Beobachtungen über die Verschmelzung von Bakterienzellen könnten bei Bakterien sehr wohl heterozygotische Zellen entstehen. Viele in der Bakteriologie als Mutationen beschriebene Erscheinungen ließen sich dann leicht als Bastardspaltungen erklären. Solange nicht genauere Untersuchungen über diesen Gegenstand vorliegen, erscheint es wenig zweckmäßig, diese biologisch sehr interessante Frage weiter zu erörtern.

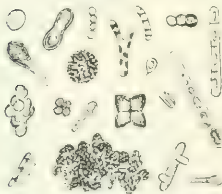


Fig. 41. Verschiedene Wachstumsformen von *Bacillus Azotobacter*. (Nach Löhnis.)

In neuester Zeit hat sich gezeigt, daß noch eine weitere und zwar sehr weitgehende Art der Gestaltveränderung bei Bakterien vorkommt, die begründet ist durch den Entwicklungsmodus dieser Organismen. Es wurde z. B. beobachtet, daß Stäbchenbakterien nach einiger Zeit Kolonien von kokkenförmigen Zellen bilden, die sich dauernd als Kokken weiterkultivieren lassen (vergl. Winogradsky 1902, Garbowsky 1907, 1908). Von ganz besonderer Bedeutung sind die Untersuchungen von Löhnis und Smith (1916) über den Lebenszyklus von *Azotobakter*. Es wird in dieser Arbeit zum ersten Male der vollständige Lebensgang eines Bakteriums beschrieben, und es zeigt sich dabei eine geradezu erstaunliche Variabilität der äußeren Form. In Fig. 41 sind einige Entwicklungsformen von *Azotobakter* nach den Zeichnungen von Löhnis und Smith wiedergegeben. Es besteht kaum ein Zweifel, daß diese Untersuchungen die gesamte Bakteriologie auf eine ganz neue Grundlage stellen können. Wenn sich die Angaben von Löhnis bestätigen, was kaum zu bezweifeln ist, so dürften sich sicher auch bei allen anderen Bakterien von den bisher bekannten Zellformen ganz wesentlich abweichende Entwicklungsformen finden lassen, und wir würden damit zu einem ganz neuen

Begriff des Pleomorphismus kommen. Die Entwicklung der Bakteriologie scheint ähnlich zu verlaufen wie die der Chemie, die anfangs unter falschen Voraussetzungen für möglich gehaltene Umwandlung der Elemente wurde hier später streng geleugnet, um in neuster Zeit auf anderer Grundlage wieder anerkannt zu werden.

In der Bakteriologie gibt es einen Pleomorphismus, wie ihn die älteren Forscher, z. B. NÄGELI auffaßten, bestimmt nicht, wir stehen heute aber vor der Wahrscheinlichkeit, daß die einzelnen Bakterienarten einen Wechsel ihrer Gestalt entfalten können, den wir nach den heute noch herrschenden Anschauungen nicht für möglich hielten. Es ist mit Sicherheit zu erwarten, daß die nächsten Jahre auf diesem Gebiete überraschende Ergebnisse zeitigen werden.

Literatur

AMBROZ. 1909. Entwicklungscyclus des *Bacillus nitri*. Centralbl. f. Bakt., I. Abt., Or., Bd. 51, S. 193.

DE BARY. 1884. Vergl. Morphol. u. Biol. der Pilze, Mycetozoen und Bakterien.

BENECKE. 1912. Bau und Leben der Bakterien. Leipzig.

BERGER, K. 1910. Vergleichende färberische Nachprüfung der von ZIEHL-NEELSEN, MUCH und GASIS empfohlenen Färbemethoden f. Tuberkelbazillen. Centralbl. f. Bakt., I. Abt., Or., Bd. 53, Heft 2.

BERSA. 1920. Über das Vorkommen von Kalk in einer Gruppe von Schwefelbakterien. Sitzungsber. d. Ak. d. Wiss. in Wien. Mat.-nat. Kl., Abt. I, 129.

BERTHOLD, G. 1909. Nachr. d. K. Ges. d. Wiss. Göttingen, 6. Nov.

BEYTHIEN, HEMPEL und KRAFT. 1904. Beiträge zur Kenntnis des Vorkommens von *Crenothrix polyspora* in Brunnenwässern. Zeitschr. f. Unters. v. Nahrungs- und Genußmitteln, S. 215.

BINAGHI. 1898. Über die Deutung der Kapseln der Bakterien. Centralbl. f. Bakt., II. Abt., Bd. 4, S. 897.

BONI. 1900. Methode zur Darstellung einer Kapsel bei allen Bakterienarten. Centralbl. f. Bakt., I. Abt., Or., Bd. 28, S. 705.

BREFELD 1891. Untersuchungen aus dem Gesamtgebiete der Mycologie. Heft 9.

BRUDNY. 1908. Über die Beziehungen der Färbbarkeit der Bakterien nach Gram und ihrer Permeabilität. Centralbl. f. Bakt., II. Abt., Bd. 21, S. 62.

BUDER. 1915. *Thiospirillum jenense*. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 56, S. 529.

— 1919. Zur Biologie des Bakteriopurpurins und der Purpurbakterien. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 58, S. 525.

BUERGER. 1905. Eine neue Methode zur Kapselfärbung der Bakterien. Centralbl. f. Bakt., I. Abt., Bd. 29, S. 216.

BÜTSCHLI. 1883/87. Protozoa. Bd. 1.

— 1890. Über den Bau der Bakterien und verwandter Organismen. Leipzig.

— 1895. 1896. Weitere Ausführungen über den Bau der Cyanophyceen und Bakterien. Leipzig.

— 1902. Bemerkungen über Cyanophyceen und Bakterien. Archiv f. Protistkde., Bd. 1, S. 41.

COHN, F. 1854. Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte mikroskopischer Algen und Pilze. Verhandl. d. Kais. Leop.-Carol. Akad. d. Naturf., I. Abt., Bd. 16, S. 103.

— 1872. Untersuchungen über Bakterien. Beitr. z. Biol. d. Pfl., Heft 2.

1876. Beiträge zur Biologie der Bacillen. Beitr. z. Biol. d. Pfl., Bd. II, S. 249.

EHRENBERG. 1838. Die Infusionstierchen als vollkommene Organismen. Leipzig.

EHRLICH. 1882. Färbung der Tuberkelbazillen. Deutsche med. Wochenschr.

EISENBERG. 1908/09. Studien zur Ektoplasmatheorie. Centralbl. f. Bakt., I. Abt., Or., Bd. 47, S. 415, und Bd. 49, S. 465.

ELLIS. 1902. Beiträge zur Kenntnis der Coccaceen und Spirillaceen. Centralbl. f. Bakt., I. Abt., Or., Bd. 33, S. 1.

1902. Nachweis der Geißeln bei allen Coccaceen. Diss. Marburg.

— 1910. A contribution to our knowledge of the thread-bacteria. Centralbl. f. Bakt., II. Abt., Bd. 26, S. 325.

ENDERLEIN. 1921. Über die geschlechtliche Fortpflanzung der Bakterien. Beihefte zum bot. Centralbl., Bd. 38, S. 53.

ENGELMANN. 1888. Die Purpurbakterien und ihre Beziehungen zum Lichte. Bot. Ztg., Bd. 46, S. 661.

ENGLER. 1882. Über die Pilzvegetation des weißen oder toten Grundes der Kieler Bucht. IV. Bericht der Kommission zur wiss. Unters. der d. Meere, 7—11 Jahrg. I. Abt., S. 187.

Errera. 1906. Sur la limite de petitesse des Organismes. Receuil de l'Inst. bot. publié par. L. Errera, Bd. 6, S. 73.
Fischer, A. 1894. Über die Geißeln einiger Flagellaten. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 26, S. 187.
— 1895. Untersuchungen über Bakterien. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 27, S. 1.
— 1897. Untersuchungen über den Bau der Cyanophyceen und Bakterien. Jena.
— 1899. Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas. Jena.
— 1897 u. 1903. Vorlesungen über Bakterien. Jena.
Fontes. 1909. Untersuchungen über die chemische Natur der den Tuberkelbazillen eigenen Fett- und Wachsarten usw. Centralbl. f. Bakt., I. Abt., Or., Bd. 49, S. 317.
Förster. 1892. Über eine merkwürdige Erscheinung bei *Chromatium Okenii*. Centralbl. f. Bakt., Bd. 11, S. 257.
Fuhrmann. 1910. Die Geißeln von *Spirillum volutans*. Centralbl. f. Bakt., II. Abt., Bd. 25, S. 129.
Garbowsky. 1907. Über Abschwächung und Variabilität bei *B. luteus* und *B. tumescens*. Diss. Marburg.
— 1907. Gestaltsänderung und Plasmoptyse. Archiv f. Protistkde. Bd. 9, S. 53.
Gicklhorn. 1920. Studien an Eisenorganismen. Sitzungsber. d. Ak. d. Wiss. in Wien. Mat.-nat. Klasse, Abt. I, 129.
— 1921. Zur Morphologie und Mikrochemie einer neuen Gruppe der Purpurbakterien. Ber. d. D. bot. Ges., Bd. 39, S. 312.
Gotschlich. Allgemeine Morphologie und Biologie der pathogenen Mikroorganismen. Handb. v. Kolle u. Wassermann, II. Aufl.
Grimme. 1902. Die wichtigsten Methoden der Bakterienfärbung usw. Diss. Marburg.
Guilliermond. 1907. La cytologie des bactéries. Bull. de l'Inst. Pasteur, Bd. IV, Nr. 7 und 8.
— 1908. Contribution à l'étude cytologique des *Bacilles endosporées*. Archiv f. Protistkde., Bd. 12, S. 9.
Hallier. 1866. Die pflanzlichen Parasiten des menschlichen Körpers.
— 1867/68. Untersuchnng des pflanzlichen Organismus, welcher die unter dem Namen Gattine bekannte Krankheit der Seidenraupen erzeugt. Jahresber. zur Förderung des Seidenbaues f. d. Prov. Brandenburg.
Hinze. 1901. Über den Bau der Zellen von *Beggiatoa mirabilis*. Ber. d. D. bot. Ges., Bd. 19, S. 369.
— 1902. Untersuchungen über den Bau von *Beggiatoa mirabilis*. Wiss. Meeresuntersuchungen Kiel, Bd. 6.
— 1903. *Thiophysa volutans*, ein neues Schwefelbakterium. Ber. d. D. bot. Ges., Bd. 21, S. 309.
Hueppe. 1885. Die Methoden der Bakterienforschung. I. Aufl.
— 1886. Die Formen der Bakterien.
Ilkewicz. 1894. Über die Kerne der Milzbrandsporen. Centralbl. f. Bakt., Bd. 15, S. 260.
Kantorowicz. 1909. Über das Verhalten grampositiver Bakterien usw. Münch. med. Wochenschr., Nr. 13 u. 14.
Keil. 1912. Beiträge zur Physiologie der farblosen Schwefelbakterien. Cohns Beitr. zur Biol. d. Pflanzen, Bd. 11, S. 335.
Klebs. 1893. Flagellatenstudien. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 55, S. 263.
Klein. 1889. Über einen neuen Typus der Sporenbildung bei endosporen Bakterien. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 7, S. 57.
Koch, A. 1888. Über Morphologie und Entwicklungsgeschichte einiger endosporer Bakterienformen. Bot. Ztg., Nr. 18, S. 277.
Koch, R. 1876. Die Ätiologie der Milzbrandkrankheit usw. Beitr. z. Biol. d. Pflanz., Bd. II, S. 277.
Kolle u. Wassermann. Handbuch der pathogenen Mikroorganismen. II. Auflage, Fischer-Jena.
Kurth. 1883. *Bacterium Zopffi*. Bot. Ztg., Bd. 4, S. 369.
Leeuwenhoek. 1683. Arcana naturae detecta.
Lehmann u. Neumann. 1920. Bakteriologische Diagnostik. München.
Lieske. 1912. Untersuchungen über die Physiologie denitrifizierender Schwefelbakterien. Sitz.-Ber. d. Heidelberger Akad. d. Wiss., Bd. 6, Abhandl.
— 1919. Zur Ernährungsphysiologie der Eisenbakterien. Centralbl. f. Bakt., II. Abt., Bd. 49, S. 413.
— 1921. Morphologie und Biologie der Strahlenpilze. Berlin.

LÖFFLER. 1890. Untersuchungen über den Rauschbrandbazillus. Centralbl. f. Bakt., Bd. 7, S. 625.
LÖHNIS. 1921. Studies upon the life cycles of the bacteria. National Acad. of sci., Washington.
— u. SMITH. 1916. Life cycels of the bacteria. Journ. Agric. Res., Bd. 6, S. 675.
MATZUSCHITA. 1902. Beobachtungen über einen merkwürdigen Teilungsprozeß bei einem proteusartigen Luftbazillus. Zeitsch. f. Hygiene, Bd. 35, S. 495.
MEIROWSKY. 1914. Studien über die Fortpflanzung von Bakterien, Spirillen und Spirochäten. Berlin.
MENCL. 1910. Über den Kern und seine Teilung bei Sarcinen und *Micrococcus ochraceus.* Archiv f. Protistkde., Bd. 19, S. 127.
METSCHNIKOFF. 1888. *Pasteuria ramosa.* Ann. de l'Inst. Pasteur, Bd. II, S. 165.
MEYER, A. 1897. Neues über die Morphologie der Bakterienzelle usw. Sitz.-Ber., der Ges. zur Beförderung der ges. Naturw., Nr. 5, S. 49.
— 1899. Über Geißeln, Reservestoffe, Kerne und Sporenbildung der Bakterien. Flora, Bd. 86, S. 429.
— 1903. Kurze Notiz zu den Bemerkungen FRITZ SCHAUDINNS. Bot. Ztg., Heft 19, S. 99.
— 1904. Orientierende Untersuchungen über die Verbreitung, Morphologie und Chemie des Volutins. Bot. Ztg., S. 113.
— 1912. Die Zelle der Bakterien. Jena.
MIGULA. 1898. Weitere Untersuchungen über *Astasia asterospora.* Flora, S. 141.
— 1897 u. 1900. System der Bakterien. Jena.
MOELLER. 1898. Mikroorganismen, die dem Tuberkelbazillus verwandt sind. D. med. Wochenschr., Bd. 24, S. 376.
— 1899. Ein neuer säurefester Bazillus aus der Tuberkelbazillengruppe. Centralbl. f. Bakt., I. Abt., Bd. 25, S. 369.
MOLISCH. 1907. Die Purpurbakterien. Jena.
— 1910. Die Eisenbakterien. Jena.
MÜLLER, F. 1786. *Animalcula infusoria, fluviatilia et terrestria.* Hauniae.
NÄGELI. 1857. Über eine Krankheit der Seidenraupen. Amtl. Ber. über die 33. Versamml. d. Naturf. u. Ärzte zu Bonn.
NAKANISCHI. 1901. Über den Bau der Bakterien. Centralbl. f. Bakt., Bd. 30.
NEIDE. 1904. Die Alkoholentfärbung der nach Gram gefärbten Bakterien als Speciesdiagnose. Centralbl. f. Bakt., I. Abt., Or., Bd. 35, Nr. 4.
PASTEUR. 1870. Études sur la maladie des vers à soie. I.
PETRY. 1852. Zur Kenntnis kleinster Lebensformen.
POTTHOFF. 1921. Zur Entwicklungsgeschichte der Gattungen *Chromatium* und *Spirillum.* Centralbl. f. Bakt., II. Abt., Bd. 55, S. 9.
PREISZ. 1904. Studien über die Morphologie und Biologie des Milzbrandbazillus. Centralbl. f. Bakt., I. Abt., Or., Bd. 35, S. 657.
PRINGSHEIM. 1910. Die Variabilität niederer Organismen. Berlin.
REICHERT. 1909. Sichtbarmachung der Geißeln und der Geißelbewegung der Bakterien. Centralbl. f. Bakt., I. Abt., Or., Bd. 51, S. 14.
RUZICKA. 1903. Über die biologische Bedeutung der färbbaren Körnchen des Bakterieninhaltes. Archiv f. Hygiene, Bd. 46, S. 337.
— 1904. Weitere Untersuchungen über den Bau und die allgemeine biologische Natur der Bakterien. Archiv f. Hygiene, Bd. 51.
— 1907. Die Frage der kernlosen Organismen und der Notwendigkeit des Kernes zum Bestehen des Zellenlebens. Biol. Centralbl., Bd. 27, S. 491.
SCHAUDINN. 1902. Beiträge zur Kenntnis der Bakterien und verwandter Organismen. I. *Bac. bütschlii.* Archiv f. Protistkd., Bd. I, S. 306.
— 1903. II. *Bac. sporonema.* Archiv f. Protistkd., Bd. II, S. 416.
SCHOTTELIUS. 1888. Beobachtung kernhaltiger Körper im Innern der Spaltpilze. Centralbl. f. Bakt., Bd. 4, S. 705.
SCHUSSNIG. 1920. Beitrag zur Zytologie der Schizomyceten. Centralbl. f. Bakt., I. Abt., Or., Bd. 85, S. 1.
SHIBATA. 1912. Untersuchungen über die lockere Bindung von Sauerstoff in gewissen farbstoffbildenden Bakterien und Pilzen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 51, S. 179.
SKENE. Zur Ernährungsphysiologie der roten Schwefelbakterien. The new Phytolog., Bd. 13, N. 1, E. 2.
SÖHNGEN. 1913. Benzin, Petroleum, Paraffinöl und Paraffin als Kohlenstoff- und Energiequelle für Mikroben. Centralbl. f. Bakt., II. Abt., Bd. 37, S. 595.

SWELLENGREBEL. 1906. Zur Kenntnis der Zytologie von *Bacillus maximus buccalis*. Centralbl. f. Bakt., II. Abt., Bd. 16, S. 617.
— 1907. Zur Kenntnis der Zytologie der Bakterien. Centralbl. f. Bakt., II. Abt., Bd. 19, S. 193.
VAN TIEGHEM. 1879. Développement du *spirillum amyliferum*. Bull. de la Soc. bot. de France, Bd. 26, S. 65.
TOENNIESSEN. 1920. Untersuchung über die Kapsel der pathogenen Bakterien. Centralbl. f. Bakt., I. Abt., Or., Bd. 85, S. 225.
TRAUTWEIN. 1921. Beitrag zur Physiologie und Morphologie der Thionsäurebakterien. Centralbl. f. Bakt., II. Abt., Bd. 53, S. 513.
TRÉCUL. 1865. Production de plantules amylifères dans les cellules végétales pendant la putréfaction. Comptes rendus, Bd. 61, S. 432.
VEJDOWSKY. 1900. Bemerkungen über den Bau und die Entwicklung der Bakterien. Centralbl. f. Bakt., II. Abt., Bd. 6, S. 577.
— 1904. Über den Kern der Bakterien und seine Teilung. Centralbl. f. Bakt., II. Abt., Bd. 11, S. 481.
VIERLING. 1920. Morphologische und physiologische Untersuchungen über bodenbewohnende Mycobakterien. Diss. Heidelberg.
WAGER. 1891. On a nuclear structure in the bacteria. Ann. of Bot., Bd. 5, S. 513.
WAGNER. 1898. Coli und Typhusbakterien sind einkernige Zellen. Centralbl. f. Bakt., Bd. 23, S. 433.
WARLICH. 1892. Bakteriologische Studien. Ref. im bot. Centralbl., Bd. 14, S. 122.
WEST and GRIFFITHS. 1909. *Hillhousia mirabilis*, a Giant Sulphur Bacterium. Proc. of the R. soc. London, Ser. B, Bd. 81, S. 398.
WINOGRADSKY. 1887. Über Schwefelbakterien. Bot. Ztg., Bd. 31, S. 489.
— 1888. Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Bakterien. Leipzig.
— 1902. *Clostridium pasteurianum*. Centralbl. f. Bakt., II. Abt., Bd. 9, S. 43.
YAMAMOTO. 1910. Über die Geißeln der Bakterien. Centralbl. f. Bakt., I. Abt., Or., Bd. 103, S. 38.
ZETTNOW. 1891. Über den Bau der Bakterien. Centralbl. f. Bakt., Bd. 10, S, 689.
— 1897. Über den Bau der großen Spirillen. Zeitschr. f. Hyg., Bd. 24, S. 72.
— 1899. Romanowskys Färbung bei Bakterien. Zeitschr. f. Hygiene, Bd. 30, S. 1.
— 1918. Kleine Beiträge zur Morphologie der Bakterien. Zeitschr. f. Hygiene, Bd. 85, S. 17.
— 1918. Über Schleimgeißeln. Zeitschr. f. Hygiene, Bd. 86, S. 25.
ZOPF. 1885. Die Bakterien. III. Aufl., Breslau.

Strahlenpilze

(Actinomyceten)

Inhaltsverzeichnis:

Einleitung

Obwohl die Strahlenpilze in der Natur außerordentlich verbreitet sind, sind sie bisher verhältnismäßig wenig bekannt geworden. Die ersten Beschreibungen von Strahlenpilzen wurden von krankheitserregenden Formen gegeben. Im Jahre 1877 beschrieb HARZ einen fadenförmigen Organismus, den er von BOLLINGER als Krankheitserreger bei einem Rinde erhalten hatte, und bezeichnete ihn als *Actinomyces bovis*. Später wurden vielfach Strahlenpilze in den Tränenröhrchen des menschlichen Auges gefunden. COHN (1874) bezeichnete dieselben zuerst als *Streptothrix Foersteri*. Die in der Natur häufig vorkommenden, rein saprophytisch lebenden Strahlenpilze wurden erst später entdeckt und von verschiedenen Forschern gleichzeitig beschrieben.

Zweifellos echte Strahlenpilze sind in der Literatur beschrieben unter den Gattungsnamen *Actinomyces*, *Leptothrix*, *Cladothrix*, *Oospora*, *Discomyces*, *Nocardia*, *Oidium* und *Streptothrix*. Aus diesen oft wahllos gebrauchten Bezeichnungen geht hervor, wie wenig bekannt und unsicher umgrenzt die wichtige Gruppe der Strahlenpilze bisher war. Wissenschaftlich einwandfrei erscheint nur die Gattungsbezeichnung *Actinomyces* = Strahlenpilz, die zuerst von HARZ gebraucht wurde. Es ist dabei hervorzuheben, daß der Name von ihm nicht gewählt wurde wegen der auf künstlichen Nährböden strahlenförmig auswachsenden Kolonien, sondern er verglich die keulig angeschwollenen Fadenenden, aus denen die in Krankheitsprodukten auftretenden Drusen zusammengesetzt sind, mit Strahlen. Kulturen des Organismus hat HARZ bei der Aufstellung des Gattungsnamens gar nicht gekannt.

In der Natur finden sich Strahlenpilze in unschätzbaren Mengen, sie sind wie die häufigsten Schimmelpilze oder gewisse bodenbewohnende Bakterien fast überall vorhanden. Zuerst sind sie in weiteren Kreisen bekannt geworden durch ihr regelmäßiges Vorkommen an Gräsern, Blättern, Stengeln, Wurzeln und anderen Pflanzenteilen. In der Erde, im Wasser und in der Luft lassen sie sich fast regelmäßig nachweisen. Auch in der Mundhöhle des Menschen und in den Darmentleerungen des Menschen und der Tiere sind sie sehr häufig aufzufinden. Daß sie bei ihrem massenhaften Vorkommen einen wesentlichen Faktor im Haushalt der Natur spielen, unterliegt keinem Zweifel. Die Strahlenpilze gehören jedenfalls zu den verbreitetsten und wichtigsten Organismengruppen und verdienen weit mehr als bisher bei wissenschaftlichen und praktischen Untersuchungen berücksichtigt zu werden.

Von zusammenfassenden Berichten über Strahlenpilze seien genannt die Arbeiten von BOSTROEM (1891), LACHNER-SANDOVAL (1898), NEUKIRCH (1902), EPPINGER (1896), SCHLEGEL (1913) und DRECHSLER (1919). Eine eingehende Gesamtbearbeitung der Strahlenpilze wurde 1921 veröffentlicht von LIESKE, in dieser Arbeit ist die gesamte Literatur berücksichtigt und zusammengestellt, die hier wiedergegebenen Abbildungen sind sämtlich diesem Buche entnommen.

Die systematische Stellung der Strahlenpilze

Obwohl die Strahlenpilze eine morphologisch gut charakterisierte Organismengruppe darstellen, finden sich über ihre Stellung im System der Organismen die widersprechendsten Angaben. Eine Anzahl von Autoren stellt sie zu den Pilzen, andere rechnen sie zu den Bakterien, und einige geben ihnen eine Zwischenstellung zwischen den Bakterien und Pilzen.



Fig. 42. Junges Mycel eines aeroben Strahlenpilzes. Objektglaskultur, 5 Tage bei Zimmertemperatur. Gramfärbung. Phot. Vergr. 600.

Die Strahlenpilze haben sowohl mit den echten Pilzen als auch mit den Bakterien gewisse Merkmale gemeinsam. Das wesentlichste Merkmal, das an die Hyphomyceten erinnert, sind die langen, echt monopodial verzweigten Fäden (s. Fig. 42). Die Fäden der Strahlenpilze unterscheiden sich aber von den Pilzen sehr wesentlich durch die Dicke. Die Strahlenpilzfäden haben nur Bakteriendicke, während fast alle Pilze um ein Vielfaches dicker sind. Auch das färberische Verhalten der Strahlenpilze unterscheidet sich wesentlich von den Pilzen, eine Differenzierung des Fadeninhaltes ist bei gewöhnlicher Färbung bei ihnen ebensowenig wie bei den Bakterien zu beobachten. Fast alle bisher untersuchten Hyphomyceten lassen sich in konzentrierten Salzlösungen leicht plasmolysieren, während das bei Strahlenpilzen nicht der Fall ist. Die Strahlenpilze ähneln den Pilzen eigentlich nur durch die echte Verzweigung, die aber auch bei zweifellos echten Bakterien vorkommt. Auch ihre Sporenbildung ist von der der Pilze verschieden, sie stellt lediglich einen Zerfall der Fäden in kurze Teilstücke dar, ähnlich wie wir das bei *Oidium lactis* finden.

Mit den Bakterien haben die Strahlenpilze sehr viele Merkmale gemeinsam. Ihr ganzer Zelleib ist dem der Bakterien äußerst ähnlich, die Fäden haben die Dicke der meisten Bakterien. Sowohl die Dicke als auch die Beschaffenheit der Membran und des Zellinhaltes stimmen mit den Bakterien überein, Farbstoffen gegenüber verhalten sich die Strahlenpilze wie grampositive Bakterien. Alle Strahlenpilzstämme

können unter gewissen Außenbedingungen in Form von Stäbchen wachsen, die im mikroskopischen Bilde auch ein geübter Beobachter nicht von Stäbchenbakterien unterscheiden kann. Auch in physiologischer Beziehung gleichen die Strahlenpilze in vieler Hinsicht mehr den Bakterien als den Pilzen. Sie haben jedenfalls viele Merkmale mit den echten Bakterien gemeinsam, während sie den Pilzen nur durch die auch bei echten Bakterien vorkommende monopodiale Verzweigung ähneln.

Um die Stellung der Strahlenpilze im System näher zu erörtern, wäre ferner festzustellen, welche der uns bekannten Lebewesen ihnen am nächsten stehen. Fast alle bekannten Hyphomyceten haben nur eine

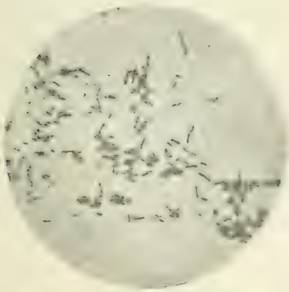


Fig. 43. Aerober, langfädiger Strahlenpilzstamm, 14 Tage bei 37 Grad auf 2 % Lithiumchlorid-Agar kultiviert. Die Fäden zerfallen in kurze, bakterienartige Stäbchen. Gramfärbung. Phot. Vergr. 850.

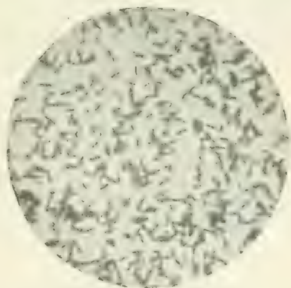


Fig. 44. Diphtheriebazillen, 15 Stunden bei 37 Grad auf Löffler-Serum kultiviert. Gramfärbung. Phot. Vergr. 850.

ganz äußerliche Ähnlichkeit mit den Actinomyceten, am nächsten steht ihnen vielleicht *Oidium lactis*, ein Organismus, der durch den Zerfall der Fäden eine gewisse Ähnlichkeit mit Strahlenpilzen aufweist, sonst aber wesentlich anders gebaut ist. Von den Bakterien dagegen stehen einige den Strahlenpilzen außerordentlich nahe. Es sind dies die unter den Namen Mycobakterien und Corynebakterien zusammengefaßten Formen (s. Fig. 43 u. 44). Zu den Mycobakterien gehört vor allem der Tuberkelbacillus, der unter gewissen Kulturbedingungen genau wie Strahlenpilze in Form langer, echt verzweigter Fäden wachsen kann. Ein solcher Tuberkelbacillenfaden unterscheidet sich morphologisch in keiner Weise von einem Strahlenpilze. Die Corynebakterien, von denen der bekannteste Vertreter der Diphtheriebacillus ist, stehen den echten Bakterien etwas näher, sie bilden aber unter bestimmten Bedingungen ebenfalls verzweigte Fäden, die namentlich von den kurzfädigen Strahlenpilzen nicht zu unterscheiden sind.

Es ergibt sich also, daß die Strahlenpilze als selbständige Organismengruppe anzusehen sind, die zwischen den Bakterien und Pilzen steht. Sie haben gewisse Merkmale, die sie von den Bakterien unterscheiden, sie können daher nicht zu den Bakterien gestellt werden, obwohl sie

denselben sehr nahe stehen. Während von den Actinomyceten zu den Bakterien lückenlos alle denkbaren Übergänge vorhanden sind, besteht ein wesentlicher Abstand von den Pilzen, obwohl manche Merkmale auch auf eine Verwandtschaft mit diesen hinweisen.

Über die phylogenetische Entwicklung der Strahlenpilze lassen sich sicher begründete Angaben bisher nicht machen. Es ist möglich, daß sie höher entwickelte Bakterien sind, andererseits können sie reduzierte Pilze darstellen und drittens könnten sowohl die Bakterien als auch die Pilze von der gemeinsamen Stammform der Actinomyceten abstammen. Für die Richtigkeit der letzteren Möglichkeit sprechen manche Beobachtungen, ohne daß sie aber als Beweis gelten könnten. Man könnte sich die Entwicklung wie folgt vorstellen:

Strahlenpilze < Mycobakterien, Corynebakterien, Bakterien / Oidium—Hyphomyceten

Die systematische Gruppierung der bisher bekannten Strahlenpilz-Stämme bietet große Schwierigkeiten. Es wurden bisher ungefähr 150 Stämme beschrieben und mit Artnamen belegt. Die Unterschiede der einzelnen Strahlenpilze beziehen sich auf die Form und Farbe der Kolonien, auf die Färbbarkeit, auf die Fadenlänge in gewöhnlichen Ausstrichpräparaten, die Geruchsbildung, das Sauerstoffbedürfnis und eine Reihe anderer morphologischer und physiologischer Eigenschaften.

Größe und äußere Gestalt der Strahlenpilzfäden

Die Strahlenpilze bestehen aus mehr oder weniger langen, meist vielfach verzweigten Fäden. Querwände lassen sich in denselben nicht erkennen (s. Fig. 45 u. 46). Es bestehen demnach auch große Kolonien von mehreren Centimeter Durchmesser, wie wir sie leicht auf künstlichen Nährböden ziehen können, lediglich aus einem einzelnen Individuum bezw. aus einer einzigen Zelle.

Die Dicke der Fäden ist bei allen bisher untersuchten Stämmen nur wenig abweichend und beträgt meist ungefähr 1 μ. Die äußersten Grenzen liegen ungefähr zwischen 0,5 und 1,2 μ. Die Strahlenpilze haben also die Dicke der meisten Bakterien. Bemerkenswert ist, daß das Mycel eines bestimmten Stammes an allen Stellen ungefähr gleich dicke Fäden aufweist, die jüngsten und die ältesten Teile haben annähernd den gleichen Durchmesser.

Die Länge der Fäden ist, namentlich wenn wir nach dem üblichen Verfahren auf Objektgläsern hergestellte Ausstrichpräparate untersuchen, sehr verschieden. Die gewöhnlichen aeroben, Luftsporen bildenden Stämme haben eigentlich eine unbegrenzte Fadenlänge, ebenso ist die Anzahl der Verzweigungen an keine Grenze gebunden. Die Fäden der anaeroben und einiger aeroben Stämme zerfallen in Ausstrichpräparaten meist in kurze, bakterienartige Bruchstücke, in Kulturen werden auch die Fäden dieser Stämme sehr lang, sie sind aber im Gegensatz zu anderen Stämmen sehr leicht zerbrechlich (s. Fig. 47).

Äußerlich lassen die Strahlenpilzfäden eine weitere Differenzierung nicht erkennen. Zuweilen sind sie wellenförmig, bei Lufthyphen vor der Sporenbildung auch spiralig gebogen. Ein wesentliches Merkmal der

Strahlenpilze ist die Verzweigung der Fäden. Der Vorgang der Zweigbildung läßt sich an lebendem Material in geeigneten Kulturen leicht verfolgen. Die Sporen oder bei sporenlosen Formen als Ausgangsmaterial verwendete kurze Fadenstückchen beginnen bei Zimmertemperatur meist schon nach wenigen Stunden zu wachsen, und zwar entstehen ein, zwei

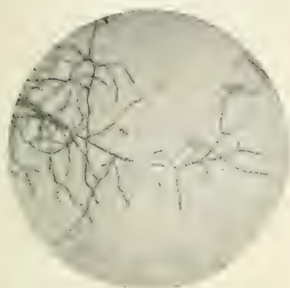


Fig. 45. Fäden aus einer Peptonwasserkultur eines aeroben, sporenlosen, ziegelrot gefärbten Stammes. Gramfärbung. Phot. Vergr. 850.

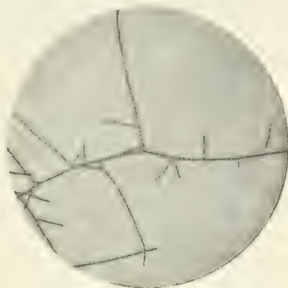


Fig. 46. Fäden aus einer Bouillonkultur eines aeroben, weiße Luftsporen bildenden Stammes. Gramfärbung. Phot. Vergr. 850.

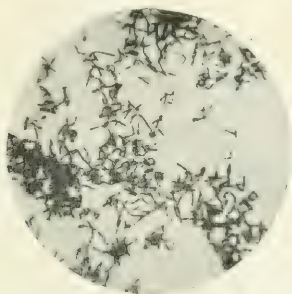


Fig. 47. Anaerober, menschenpathogener Strahlenpilzstamm. Die Fäden zerfallen in kurze, bakterienartige Stäbchen. Gramfärbung. Phot. Vergr. 850.

oder mehrere Keimschläuche. Die gerade gestreckten oder leicht gekrümmten Fäden zeigen nach einigen Stunden an einer oder an mehreren Stellen zwischen der Spore und der Spitze der Keimfäden leichte Ausbuchtungen, die nach kurzer Zeit zu Seitenästen auswachsen. Die Seitenäste stellen sich meist rechtwinklig zur Hauptachse ein. Weitere Verzweigungen entstehen unregelmäßig an jüngeren oder älteren Fadenstücken, so daß die ursprüngliche Hauptachse bald nicht mehr zu erkennen ist (s. Fig. 48). Eine echte oder falsche Dichotomie kommt bei

Strahlenpilzen nicht vor. Sie haben eine echte Mycelbildung die derjenigen der Pilze entspricht. Die Verzweigung ist typisch monopodial, die Seitenzweige entstehen sekundär an fertig ausgebildeten Hauptachsen.

Die Strahlenpilzfäden lassen sich, auf Objektgläsern angetrocknet, wie die meisten Bakterien leicht mit Anilinfarben färben. Methylenblau, Methylviolett, Fuchsin und andere gebräuchliche Farbstoffe werden von den Fäden energisch festgehalten. Zur Färbung lebenden Materials eignet sich am besten Methylenblau. Die Sporen der Strahlenpilze



Fig. 48. Entwicklung eines Strahlenpilzmycels. Die aufeinanderfolgenden Stadien sind nach einem lebenden Präparat gezeichnet. Vergr. 1000.

unterscheiden sich in bezug auf ihre Färbbarkeit nicht wesentlich von den vegetativen Fäden, auch verhalten sich die verschiedenen Formen der Strahlenpilze, aerobe und anaerobe, langfädige und kurzfädige Stämme gewöhnlichen Färbungen mit Anilinfarben gegenüber annähernd gleich.

Alle Strahlenpilze sind nach Gram färbbar, nur wenige Stämme machen eine scheinbare Ausnahme. Wenn man von solchen Stämmen ganz junge Fäden färbt und zur Entfärbung Anilinöl anstatt Alkohol verwendet, so behalten auch diese die blaue Farbe bei.

Einzelne Stämme, vor allem pathogene, in Kulturen aerob wachsende Formen, können mehr oder weniger säurefest sein. Die Säurefestigkeit erreicht aber niemals den Grad der Tuberkelbacillen. Die meisten säurefesten Strahlenpilze entfärben sich in Salzsäure-Alkohol, behalten aber die Farbe in verdünnten Mineralsäuren. Die Säurefestigkeit der Strahlenpilze ist kein konstantes Merkmal, sie kann gänzlich verschwinden und sich andererseits wieder steigern lassen.

Die Zellmembran

An frischem, ungefärbten Strahlenpilzmaterial ist eine Zellmembran wie bei den Bakterien kaum zu erkennen. Die Membran durch Plasmolyse sichtbar zu machen ist im allgemeinen nicht möglich, da sich beim Zusammenziehen des Plasmas die dünne Membran mit zusammenzieht. In älteren Kulturen ist die Membran leicht dadurch zu erkennen, daß der Zellinhalt an gewissen Stellen fehlt, das Plasma ist auf längere oder kürzere Strecken zurückgezogen, während die plasmafreien Stellen die Membran deutlich hervortreten lassen. Sie ist sehr dünn, irgend eine Differenzierung ist an ihr nicht zu erkennen.

Durch Farbstoffe konnte die Membran der Strahlenpilze nicht sichtbar gemacht werden. Mit Jod-Jodkalium, Jod und Schwefelsäure und Chlorzinkjod trat eine Färbung nicht ein. In Chloralhydrat und Eau de Javelle wurde die Membran nicht gelöst, auch nicht in verdünnter Kalilauge. In starker Kalilauge wurden die Zellwände nach einigen Stunden zu einer formlosen gallertigen Masse verquollen. Konzentrierte Schwefelsäure färbt die Zellwände dunkelbraun, nach längerer Einwirkung werden sie teilweise gelöst. Konzentrierte Essigsäure greift die Zellmembran der Strahlenpilze nicht an, Antiformin löst sie nach 24 Stunden vollkommen auf. Im allgemeinen zeigte sich, daß die Zellmembran der Strahlenpilze sich ähnlich verhält wie die der Bakterien.

Das Cytoplasma

Bei mikroskopischer Betrachtung erscheint der Inhalt der Strahlenpilzfäden meist homogen, nur in älteren Kulturen ist zuweilen ein Zerfall des plasmatischen Inhaltes zu beobachten, namentlich bei einigen kurzfädigen Stämmen kann das Cytoplasma zuweilen durch die Vakuolen zu wabenförmigen Strängen zusammengedrückt werden.

Bemerkenswert ist das Vorkommen von stark färbbaren Körnchen in älteren Fäden. Dieselben scheinen aus dichterem Eiweiß (Volutin) zu bestehen. Bei kurzfädigen Stämmen geben diese Körnchen oft das typische Bild der Polkörnchen bei Diphtheriebacillen. Manche Autoren (z. B. Dresel 1914) schreiben diesen Polkörnern bei Strahlenpilzen einen besonderen diagnostischen Wert zu und halten sie für ein charakteristisches Merkmal pathogener Stämme. Diese Annahme trifft aber bestimmt nicht zu, da solche Körnchen bei allen Stämmen, auch bei den aeroben, langfädigen Luftformen gebildet werden. Daß es sich bei diesen Körnchen um Fortpflanzungskörper (Gonidien) handelt, wie Löhnis (1921) in neuster Zeit annimmt, konnte bisher durch keinerlei Beobachtung wahrscheinlich gemacht werden.

Über die Plasmolysierbarkeit der Strahlenpilze bestehen verschiedene Ansichten. Neukirch (1902) gibt an, daß es ihm leicht gelang, die von ihm untersuchten Stämme in Kochsalzlösungen zu plasmolysieren. Gilbert (1904) dagegen berichtet, trotz vieler Versuche niemals eine Plasmolyse erhalten zu haben. Eine genaue Prüfung dieser Angaben (Lieske 1921) zeigte, daß es tatsächlich nicht gelingt, bei Strahlenpilzen eine echte Plasmolyse zu erzielen. In starken Salzlösungen zieht

sich zwar das Plasma beträchtlich zusammen, zu gleicher Zeit schrumpft aber auch die Membran, ein deutliches Abheben der Membran vom Plasma konnte niemals beobachtet werden.

Zellkerne

Über die Zellkerne der Strahlenpilze wurde zuerst eingehender von NEUKIRCH (1902) berichtet. Er beobachtete in lebenden Strahlenpilzfäden am besten nach Zusatz von sehr verdünntem Methylenblau stark



Fig. 49. Gefärbte Körnchen (Zellkerne?) in lebenden Strahlenpilzfäden, mit sehr stark verdünnter Methylenblaulösung behandelt. Vergr. 1200.

lichtbrechende, den Farbstoff speichernde Körnchen, die er für Zellkerne hält. Er gibt sogar an, eine Teilung der Körnchen beobachtet zu haben. Diese Angaben NEUKIRCHS wurden in scharfer Weise von GILBERT (1904) zurückgewiesen. Er erklärt, die Angaben NEUKIRCHS in keinem Punkte bestätigen zu können, die Körnchen seien lediglich durch in der optischen Achse liegende junge Verzweigungen vorgetäuscht worden. In letzter Zeit gab DRECHSLER (1919) an, Zellkerne bei Strahlenpilzen nachgewiesen zu haben, seine unvollständigen Angaben gestatten leider nicht, seine Befunde genau nachzuprüfen.

Eine genaue Nachprüfung der vorstehenden Arbeiten (LIESKE 1921) zeigte, daß in den Strahlenpilzfäden tatsächlich die von NEUKIRCH beschriebenen Körnchen vorhanden sind. Sie sind am besten an lebendem Material mit sehr verdünntem Methylenblau sichtbar zu machen, lassen sich aber keineswegs in allen Fällen nachweisen, wodurch die Angaben GILBERTS verständlich werden. Es gelang bei sehr vielen Untersuchungen immer nur in einzelnen Fällen, die Körnchen zu beobachten. Sie sind sicher identisch mit den von A. MEYER (1912) bei Bakterien als Zellkerne beschriebenen Gebilden, daß es sich aber tatsächlich um echte Zellkerne handelt ist bisher keineswegs erwiesen. Färbungen mit spezifischen Kernfarbstoffen ergaben keine befriedigenden Resultate.

Bei der sehr geringen Größe der Körnchen (ungefähr 0,3 μ Durchmesser) ist es kaum möglich, eine Teilung exakt zu beobachten, auch sonst liegen bisher keinerlei Beweise für die Kernnatur der Körnchen vor. Es ist aber durchaus möglich, daß es sich bei diesen Gebilden um Zellkerne oder wenigstens diesen funktionell ähnliche Gebilde handelt (s. Fig. 49).

Sporen

Viele Strahlenpilze bilden auf festen oder flüssigen Nährböden Kolonien, die durch ihr kreideweißes Aussehen sehr auffällig sind und sich von den Kolonien aller anderen Mikroorganismen leicht unterscheiden lassen. Die kreidige Beschaffenheit wird durch Luftsporen veranlaßt, die aber nicht bei allen Stämmen auftreten, bei vielen können sie fehlen. In den neueren Arbeiten über Strahlenpilze finden sich in bezug auf die Sporenbildung meist die Angaben von LACHNER-SANDOVAL (1898) wiedergegeben, der angibt, daß zwei verschiedene Arten von Sporen gebildet werden, die Fragmentationssporen und die Segmentationssporen. Nach ihm ist die Fragmentation „ein Zerfall des Protoplasmas innerhalb der Zellmembran in verschieden große, oft unregelmäßige Stücke, die durch Verreibung oder auch spontan ihren Zusammenhang durch Zerstörung der dazwischenliegenden Membran verlieren". SAUVAGEAU und RADAIS (1892) geben weiter an, „daß die Fadenfragmente wie bei einigen Schimmelpilzen an ihren Enden vernarben und so eine einzelne Zelle bilden, eine Art Spore, die, wenn sie auf geeignete Nährmedien gelangen, anwachsen, sich verzweigen und einem neuen Pflänzchen den Ursprung geben".

Die Luftsporen, die LACHNER als Segmentationssporen bezeichnet, sollen dadurch entstehen, daß zunächst in den Fäden Querwände auftreten, die durch diese Wände abgetrennten Zellstücke sollen später zu Sporen umgebildet werden. Diese Angabe beruht sicher auf einem Beobachtungsfehler, da in Wirklichkeit solche Querwände niemals gebildet werden. NEUKIRCH bezeichnete später die Segmentationssporen LACHNERS als „Fragmentationssporen", und andere, angeblich durch Querteilung der Fäden entstehende Sporen als „Oidiosporen".

Eine genaue Nachprüfung aller dieser Angaben wurde von LIESKE (1921) ausgeführt. Die Luftsporen, welche den Kolonien vieler Strahlenpilze das charakteristische kreidige Aussehen verleihen, entstehen wie folgt: Einzelne Fäden der Kolonie beginnen über das Substrat in die Luft zu wachsen und rollen sich dabei häufig spiralig ein. Der Inhalt

dieser Lufthyphen erscheint zunächst homogen. später treten in ziemlich regelmäßigen Abständen schmale helle Zonen auf, die allmählich deutlicher werden. und die, da sie sich nur wenig verbreitern, leicht Querwände vortäuschen können. Es handelt sich dabei aber bestimmt nur um Zonen, in denen das Plasma sich zurückgezogen hat. Die durch



Fig. 50. Schematische Darstellung der Luftsporenbildung. Vergr. 2000.

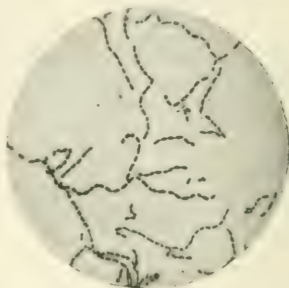


Fig. 51. Luftsporen eines aeroben Stammes. Klatschpräparat. Gramfärbung. Phot. Vergr. 850.

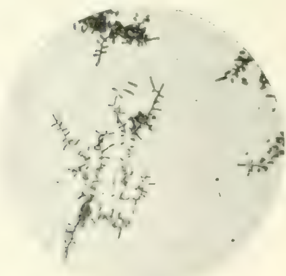


Fig. 52. Seitenständige Luftsporen eines thermophilen Stammes. Klatschpräparat einer 6 Tage alten Kultur bei 37 Grad. Gramfärbung. Phot. Vergr. 850.

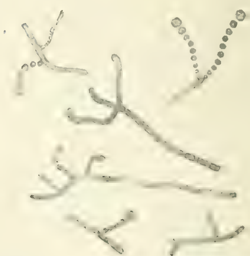


Fig. 53. Bildung unregelmäßiger Luftsporen bei einem thermophilen Stamm. Vergr. 1200.

die Querzonen entstandenen cylindrischen Fragmente des Luftfadens grenzen sich immer schärfer ab, bei manchen Stämmen ziehen sie sich schließlich zu ovalen oder kugeligen Gebilden zusammen. Nachdem die Sporen ausgebildet sind, zerfällt der ursprüngliche Zellfaden bei der leisesten Berührung in die einzelnen Teilstücke (s. Fig. 50).

Die einzelnen Sporen sind entweder cylindrisch oder mehr oder weniger kugelig (s. Fig. 51). Ob sie innerhalb des Mutterfadens von

einer vollständig neuen Membran umgeben werden, ist schwer zu entscheiden. Auf Grund vieler Beobachtungen ist es jedoch wahrscheinlich, daß lediglich an den Trennungsstellen neue Membranen gebildet werden. Die Luftsporen der Strahlenpilze stellen lediglich Stücke eines gewöhnlichen Fadens dar, die durch Zusammenziehung des plasmatischen Inhaltes eine etwas dichtere Konsistenz haben. An der Trennungsstelle

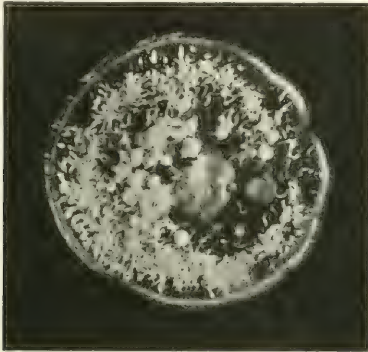


Fig. 54. Coremienbildung. Die Luftsporen sind zu dicht zusammenstehenden, büschelförmigen Gruppen angeordnet. Vergr. $3^1/_2$.



Fig. 55. Keimung runder Strahlenpilzsporen. Vergr. 1200.



Fig. 56. Schema der Entstehung der Vierhyphensporen.

innerhalb des Mutterfadens vernarben die zu Sporen werdenden Fadenstücke genau so, wie das jedes mechanisch abgetrennte Stück eines vegetativen Fadens tut.

Die von verschiedenen Autoren als Fragmentationssporen oder Oidiosporen bezeichneten Gebilde entstehen genau auf die gleiche Weise. Eine primäre Bildung von Querwänden in den Fäden findet niemals statt. — Manche thermophile Stämme, namentlich solche mit grünen Luftsporen, zeigen noch einen anderen Modus der Sporenbildung. Es

entstehen hier neben den gewöhnlichen Luftsporen an anderen Hyphen kurze Seitentriebe, die birnenförmig anschwellen und sich als Sporen von der Mutterhyphe ablösen. Die Hauptachse zerfällt dabei häufig auch noch in Sporen (s. Fig. 52).

Die Luftsporen eines Strahlenpilzstammes sind meist annähernd gleich groß, in seltenen Fällen, namentlich bei thermophilen Formen, können die an den Enden der Fäden gebildeten Sporen beträchtlich größer sein als die normalen (s. Fig. 53).

Die Lufthyphen, aus denen die Sporen entstehen, bedecken meist gleichmäßig die ganze Kolonie, falls keine Sporenringe gebildet werden, d. h. ein regelmäßiger Wechsel zwischen sporentragendem und sporenlosem Mycel vorhanden ist. Zuweilen läßt sich eine Art Coremienbildung beobachten (s. Fig. 54). Es kann vorkommen, daß die Lufthyphen sich bündelweise zusammenlegen und säulenförmige Sporengruppen bilden. Die in solchen Coremien gebildeten Sporen unterscheiden sich nicht von den gewöhnlichen Luftsporen.

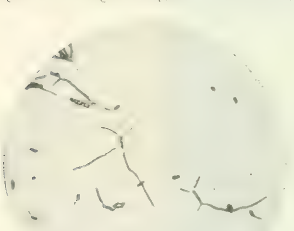


Fig. 57. Vierhyphensporen eines aeroben Strahlenpilzstammes. Agarkultur 14 Tage bei Zimmertemperatur. Gramfärbung. Phot. Vergr. 850.

Die Luftsporen keimen unter günstigen Bedingungen in wenigen Stunden (s. Fig. 55). Material aus alten Kulturen (die eingetrockneten Sporen bleiben nachweislich über 15 Jahre lang lebensfähig) braucht zur Keimung längere Zeit. Der Vorgang der Keimung ist weiter nichts als ein einfaches Weiterwachsen des kurzen Fadenstückes, das die Sporen darstellen. Es findet dabei keine Durchbrechung oder Abstoßung einer äußeren zweiten Hülle statt, wie das bei den Sporen der meisten Mikroorganismen der Fall ist. Die cylindrischen Sporen vergrößern sich bei der Keimung einfach in der Längsrichtung, es ist dabei meist gar nicht möglich, den neuen Zuwachs von der ursprünglichen Spore zu unterscheiden. Die runden oder ovalen Luftsporen keimen meist an zwei oder mehreren Stellen. Sie entstehen durch Zusammenziehen und Abrunden eines etwas längeren Fadenstückes, ihr Durchmesser ist gewöhnlich etwas größer als der des Mutterfadens. Bei der Keimung zeigt sich daher, daß die auswachsenden Hyphen etwas dünner als die Sporen sind, die Sporen bleiben nach der Keimung oft deutlich erkennbar.

Außer den bisher geschilderten Sporen, die eigentlich nur Teilstücke eines vegetativen Fadens darstellen, wurde bei vielen Stämmen noch eine sehr merkwürdige Art der Sporenbildung beobachtet (Lieske 1921). Zuweilen biegen sich lange Mycelfäden an einem Ende leicht nach einer Seite um. An der äußeren Krümmungsfläche entstehen dann dicht nebeneinander zwei kurze Seitenäste, die meist nur eine geringe Länge erreichen. Auch der ursprüngliche Faden wächst gewöhnlich nicht weiter. Das durch die beiden Seitenäste abgegrenzte Stück des Mutterfadens verdickt sich nun allmählich auf ungefähr das doppelte seines ursprünglichen Durchmessers. Die beiden Enden des Mutterfadens

und die beiden Seitenäste stellen sich in Winkeln von ungefähr 120° zu dem verdickten Fadenstück ein und ihr Inhalt zieht sich größtenteils in das Fadenstück zurück. Schließlich sterben die vier Fäden ab, nur das von ihnen begrenzte kurze Fadenstück bleibt als Spore erhalten (s. Fig. 56, 57).

Die geschilderte Form der Sporenbildung ist für Strahlenpilze äußerst charakteristisch und es erscheint ausgeschlossen, daß es sich dabei um einen zufälligen und biologisch bedeutungslosen Vorgang handelt. Vielleicht liegt hier eine Art Sexualität vor. Soweit festgestellt werden konnte, zieht sich bei der Entstehung der Spore ein Teil des plasmatischen Inhaltes der vier an die Spore angrenzenden Hyphen in dieselbe zurück. Ob dabei Kernverschmelzungen stattfinden, konnte bisher nicht festgestellt werden. Es wurden bei der Färbung der lebenden Sporen mit sehr verdünntem Methylenblau mehrmals zwei stark färbbare längliche Körnchen, je eins an einem Ende der Spore, beobachtet. Eine weitere Untersuchung der geschilderten Art der Sporenbildung wird sicher noch interessante Resultate ergeben.

Die „Vierhyphensporen" keimen an den Ecken aus, d. h. an den Stellen, an denen vorher die Mycelfäden angesetzt waren. Es kann nur ein Keimschlauch ausgebildet werden, häufig keimen die Sporen aber auch an zwei, drei oder an allen vier Ecken. Eine wesentlich erhöhte Widerstandsfähigkeit der Vierhyphensporen gegen äußere Einflüsse konnte nicht festgestellt werden. Bemerkenswert ist, daß eine ähnliche Erscheinung zuweilen beim Diphtheriebacillus beobachtet wird.

Abweichende Wachstumsformen

Von dem normalen Typus abweichende Wachstumsformen finden sich bei Strahlenpilzen sehr häufig. In älteren Kulturen treten oft schlauchförmige oder keulige Verdickungen der Fäden auf. Namentlich die Fadenenden zeigen oft solche Verdickungen, die aber, wie zuweilen fälschlich angenommen wurde, mit den Kolben der Strahlenpilzdrusen bei actinomycotischen Erkrankungen nichts zu tun haben.

Experimentell lassen sich Involutionsformen bei allen Strahlenpilzen, auch bei den anaeroben pathogenen Stämmen, leicht herstellen durch Zusatz gewisser Stoffe zum *Nährboden* (LIESKE 1921). Es entstehen im extremsten Falle große Kugeln, die an die ursprünglichen Fäden in keiner Weise erinnern, und deren Durchmesser ein Vielfaches des Mutterfadens betragen kann (s. Fig. 58 u. 59). LÖHNIS (1921) hält es für möglich, daß diese aufgetriebenen Fäden „Sporangien" darstellen. Es konnte jedoch niemals beobachtet werden, daß in denselben irgendwelche entwicklungsfähigen Fortpflanzungsorgane entstehen. Bringt man die kugeligen Gebilde auf geeignete Nährböden, so wachsen sie an einer oder an mehreren Stellen zu normalen Fäden von gewöhnlicher Dicke weiter. Eine Durchbrechung oder Abstoßung einer Membran ist dabei nicht zu beobachten.

Die Strahlenpilze können bei Menschen und Tieren gefährliche und sogar zum Tode führende Krankheiten verursachen. Die Form des Wachstums innerhalb des Organismus ist in mancher Beziehung abweichend von dem Wachstum bei rein saprophytischer Lebensweise. In

den von den Strahlenpilzen befallenen Geweben finden sich nur in seltenen Fällen lange Fäden. An frisch infizierten Stellen kann man kurze, verzweigte, grampositive Fäden finden, später bilden dieselben meist Körnchen, die aus dicht verflochtenen Pilzfäden bestehen, Diese Körnchen, die bis hirsekorn groß werden können, zeigen vielfach eine

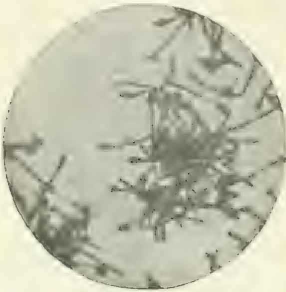


Fig. 58. Entstehung kugeliger Involutionsformen bei A. polychromogenes. Objektglaskultur, Bouillontropfen 24 Stunden bei 37 Grad. Gefärbt mit Karbolfuchsin. Phot. Vergr. 850.

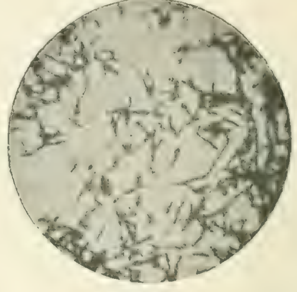


Fig. 59. Bildung von Involutionsformen bei einem anaeroben, menschenpathogenen Stamm. Fleischextrakt Pepton - Bouillon + 1 % Lithiumchlorid, 6 Tage bei 37 Grad. Gramfärbung. Phot. Vergr. 850.

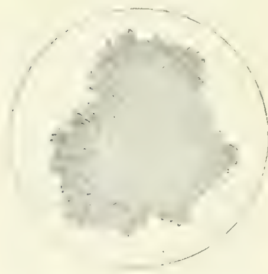


Fig. 60. Strahlenpilzdruse aus Eiter bei einer Actinomycose des Menschen. Frisches, ungefärbtes Präparat. Vergr. 600.



Fig. 61. Strahlenpilzdruse aus einer actinomycotischen Rinderzunge. Frisches, ungefärbtes Präparat. Vergr. 600.

sehr merkwürdige Oberfläche, da die Enden der einzelnen Fäden keulig oder kolbenförmig anschwellen und dem ganzen Gebilde ein traubenförmiges Aussehen verleihen (s. Fig. 60 u. 61).

Diese in der medizinischen Literatur als „Strahlenpilzdrusen" bezeichneten Körnchen spielen für die Erkennung der Actinomycose eine sehr große Rolle, es ist aber sicher erwiesen, daß es auch Fälle von echter Strahlenpilzkrankheit gibt, bei denen diese Drusen fehlen und

bei denen die Strahlenpilzfäden frei oder zu Körnern verfilzt sich im Gewebe entwickeln.

Bereits BOSTROEM (1891), einer der ersten Beobachter der Strahlenpilze, hat auf diese Tatsache hingewiesen.

Die Kolben umgeben das Geflecht der Strahlenpilzfäden nicht immer von allen Seiten, es kommt vor, daß einzelne kolbenlose Fadenpartien in das Substrat hineinragen. Die Ansicht von DE BARY (1884), daß die Drusen mit den Fruchtkörpern höherer Pilze zu vergleichen seien, und daß die herausragenden Fäden, das „Wurzelgeflecht", einen wesentlichen Bestandteil der Drusen darstellen, ist längere Zeit beibehalten worden, entspricht aber sicher nicht den Tatsachen.

Die Kolben, welche die Drusen zusammensetzen, sind aufzufassen als Degenerationserscheinungen. Ob die gallertige Substanz, welche die Fadenenden umgibt, von den Fäden selbst ausgeschieden wird oder ob sie ein Ausscheidungsprodukt des befallenen Organismus darstellt, konnte bisher nicht entschieden werden. Die Kolbenbildung ist übrigens für Strahlenpilze nicht spezifisch, ganz analoge Bildungen wurden auch beim Tuberkelbacillus beobachtet.

Reservestoffe. Farbstoffe, Riechstoffe

Die Reservestoffe der Strahlenpilze sind bisher noch sehr wenig untersucht worden. Feine Körnchen, die sich im Protoplasma nachweisen lassen und die mit Methylenblau färbbar sind, stellen vielleicht Reserveeiweiß (Volutin) dar (s. Fig. 62).

Farbstoffe spielen bei den Strahlenpilzen eine große Rolle. Die Kolonien vieler Stämme sind lebhaft gefärbt, rote, violette, blaue, grüne, gelbe, braune und schwarze Farben sind häufig zu beobachten. Wie bei den Bakterien lassen sich chromopare und chromogene Stämme unterscheiden. Bei den chromoparen Stämmen ist das Mycel selbst gefärbt, während die chromogenen Stämme den Farbstoff in das umgebende Substrat ausscheiden, ohne selbst gefärbt zu sein. Eine nähere Untersuchung der Farbstoffe wurde von LIESKE (1921) ausgeführt. Daß den Farbstoffen, die ein sehr wenig konstantes Merkmal der Strahlenpilze darstellen, eine besondere biologische Bedeutung zukommt, ist nicht anzunehmen.



Fig. 62. Stark färbbare Körnchen bei *A. polychromogenes*. Kultur 24 Stunden bei 37° in einer wässerigen Lösung von 2% Traubenzucker + 2% Menschenblutserum. Gramfärbung. Phot. Vergr. 850.

Die meisten aeroben Stämme erzeugen einen mehr oder weniger starken Geruch. Zunächst gibt es Stämme, die einen ausgesprochenen „Erdgeruch" hervorbringen. Der Riechstoff wurde von RULLMANN (1895) näher untersucht. Ein etwas abweichender Geruch ist der „Modergeruch". Er scheint nur eine Modifikation des Erdgeruches zu sein. Stämme,

die anfangs Erdgeruch erzeugen, können später nach Moder riechen und umgekehrt. In seltenen Fällen, namentlich bei thermophilen Stämmen, tritt ein starker, sehr angenehmer Geruch nach frischen Früchten auf.

Das Vermögen Riechstoffe zu bilden ist ebenfalls ein sehr veränderliches Merkmal der Strahlenpilze. Stämme, die anfangs geruchlos waren, können nach kurzer Kulturdauer einen intensiven Geruch erzeugen, andere, stark riechende Stämme verlieren den Geruch vollständig.

Variabilität

Genaue Untersuchungen von über 100 verschiedenen Strahlenpilzstämmen zeigten in den letzten Jahren (LIESKE 1921), daß dieselben

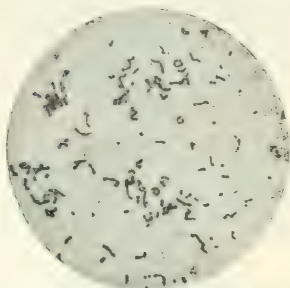


Fig. 63. *Actinomyces polychromogenes.* Kultur auf Nähragar 4 Wochen bei Zimmertemperatur. Die Kolonien bestehen aus kokkenartigen Gebilden. Gramfärbung. Phot. Vergr. 850.

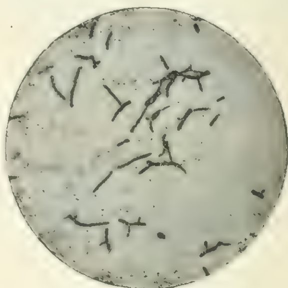


Fig. 64. *A. polychromogenes* aus Kultur in Fleischextrakt-Pepton-Bouillon 24 Stunden bei 37 Grad. Es werden kurze, echt verzweigte Fäden gebildet. Gramfärbung. Phot. Vergr. 850.

eine ganz erstaunliche Veränderlichkeit der morphologischen und physiologischen Eigenschaften aufweisen. Die einzelnen Stämme unterscheiden sich morphologisch in der Hauptsache durch die Länge der Fäden in gewöhnlichen Ausstrichpräparaten, durch Form und Farbe der Kolonien, die Fähigkeit der Sporenbildung usw. Auf Grund dieser morphologischen und einer Reihe physiologischer Eigenschaften wurden von vielen Autoren die von ihnen untersuchten Stämme mit Artnamen belegt, wie das bei höheren Organismen üblich ist.

Alle bisher zur Unterscheidung der einzelnen Stämme angeführten Eigenschaften sind nun aber in weitesten Grenzen veränderlich. Es können z. B. ursprünglich intensiv gefärbte Stämme ihren Farbstoff vollständig verlieren, sporenlose Stämme können sehr reichlich Sporen bilden und umgekehrt, auch die Fadenlänge variiert sehr stark. Daß Strahlenpilze unter veränderten Außenbedingungen andere Eigenschaften annehmen, ist nicht verwunderlich, es handelt sich dabei um Modifikationen, die nicht oder nur wenige Generationen erblich sind (s. Fig. 63, 64, 65). Aber auch unter gleichbleibenden Außenbedingungen wurden an absoluten Reinkulturen weitgehende Veränderungen morphologischer und

physiologischer Eigenschaften beobachtet, die dauernd erblich blieben. Auffällig ist besonders die Sektorenbildung der Kolonien. Es kommt nicht selten vor, daß in einer Kolonie einer absoluten Reinkultur eines Stammes ohne erkennbare Ursachen ein oder mehrere Sektoren gebildet werden, die wesentlich abweichende Eigenschaften aufweisen. Bei der Abimpfung zeigt sich, daß die in den Sektoren neu aufgetretenen Eigenschaften dauernd erblich sind. Es handelt sich also vererbungstheoretisch um Mutationen. Es wurde z. B. auf diese Weise beobachtet die Entstehung eines gelben Stammes aus einem roten, die Entstehung sporenloser Stämme aus sporenbildenden wurde in mehreren Fällen festgestellt.

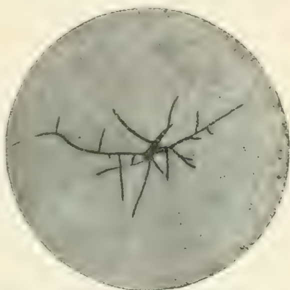


Fig. 65. *A. polychromogenes*, Kultur 24 Stunden bei 37 Grad in Kartoffelwasser. Es werden lange verzweigte Fäden gebildet. Phot. Vergr. 850.

Da alle bisher zur Unterscheidung der einzelnen Strahlenpilzstämme angewendeten Merkmale weitgehend veränderlich sind, ist es nicht möglich, wie bei höheren Organismen Artbezeichnungen anzuwenden. Wie wertlos die in der Literatur angegebenen Artbezeichnungen sind, geht daraus hervor, daß es bei weit über 100 sehr genau untersuchten Stämmen auch nicht in einem einzigen Falle möglich war, einen Stamm mit einem der zahlreichen in der Literatur beschriebenen Strahlenpilzarten einwandfrei zu identifizieren.

Literatur

De Bary. 1884. Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze. Leipzig.

Bostroem. 1891. Untersuchungen über die Actinomycose des Menschen. Zieglers Beiträge zur path. Anatomie, Bd. 9, S. 1.

Cohn, F. 1874. Biologische Mitteilungen über Bakterien. 51. Jahresber. der schles. Gesellschaft für vaterländ. Kultur.

Drechsler. 1919. Morphology of the genus Actinomyces. Bot. Gaz., Bd. 67, S. 65 und 147.

Dresel. 1914. Zur Kenntnis der Actinomycose. Zieglers Beiträge zur path. Anat., Bd. 60, S. 185.

Eppinger. 1896. Die durch Cladothricheen (Streptothricheen usw.) hervorgerufenen Erkrankungen. Lubarsch u. Ostertag, Ergebnisse usw., Bd. III, S. 328.

Gilbert. 1904. Über *Actinomyces thermophilus* und andere Actinomyceten. Zeitschr. f. Hygiene, Bd. 47, S. 383.

Lachner-Sandoval. 1898. Über Strahlenpilze. Straßburg.

Lieske. 1921. Morphologie und Biologie der Strahlenpilze. Berlin.

Löhnis. 1921. Studies upon the life cycles of the bacteria. Washington.

A. Meyer. 1912. Die Zelle der Bakterien. Jena.

Neukirch. 1902. Über Strahlenpilze. Straßburg.

Rullmann. 1895. Chemisch bakteriologische Untersuchungen von Zwischendeckenfüllungen mit besonderer Berücksichtigung von *Cladothrix odorifera*. Diss. München.

Sauvageau et Radais. 1892. Sur les genres Cladothrix, Streptothrix et Actinomyces. Ann. de l'Inst. Pasteur, Bd. 6, S. 242.

Schlegel. Die Actinomycose, im Handbuch der pathog. Mikroorganismen von Kolle und Wassermann.

Autorenregister

Sachregister

Handbuch der Pflanzenanatomie

2. Teil: Archegoniaten.
   A. Bryophyten:
      Laubmoose (LORCH-Berlin).
      Lebermoose (HERZOG-München).
   B. Die Stelärtheorie (KRÄUSEL-Frankfurt a. M.).
      Die Vegetationsorgane der Pteridophyten (KUBART-Graz).
   C. Die Vegetationsorgane der Anthophyten.
      Anatomie des Blattes (J. MEYER).
      Anatomie des panachierten Blattes (KÜSTER).
      Der primäre Bau der Wurzel (PLAUT).
      Der primäre Bau des Stammes (KÜSTER).
      Der sekundäre Bau von Stamm und Wurzel:
         Allgemeines (KÜSTER).
         Das sek. Holz der Gymnospermen (KRÄUSEL).
         Das sek. Holz der Angiospermen (KÜSTER).
         Die sek. Rinde (PFEIFFER-Bremen).
         Das abnorme Dickenwachstum (PFEIFFER).
   D. Die physiologische Anatomie der Blüte (KNOLL-Wien).
      Anatomie d. Früchte u. Samen der Gymnospermen (KRÄUSEL).
      Anatomie der Angiospermenfrucht (NEVINNY-Innsbruck).
      Anatomie der Samen (NETOLITZKY).
   E. Die Embryologie der Archegoniaten (ERNST-Zürich).

Inhaltsübersicht:

I. Abteilung: Allgemeiner Teil.

II. Abteilung: Spezieller Teil.


UTL AT DOWNSVIEW
D RANGE BAY SHLF POS ITEM C
39 10 04 19 05 006 0